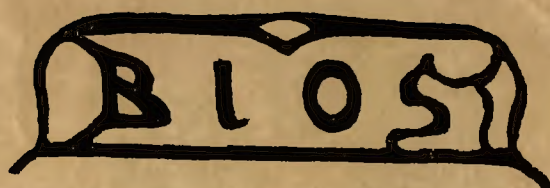


VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM



Подъ редакціей приватъ-доцента Московскаго Университета
В. С. ЕЛПАТЬЕВСКАГО.

Н. В. Воронковъ.

Планктонъ прѣсныхъ водъ.

Со 129 рис. въ текстѣ.



МОСКВА.

1913.

М О С К В А.

Тип. П. П. Рябушинскаго, Страстной бульваръ, Путинковскій пер. соб. домъ.

1 9 1 3.

ПРЕДИСЛОВІЕ.

Гидробиологія посвящена изученію обитателей водъ и изслѣдованію отношеній этихъ существъ между собой и съ окружающей средой. Хотя къ воднымъ организмамъ относятся представители самыхъ различныхъ систематическихъ группъ, но жизнь въ средѣ, столь отличной отъ воздушной, наложила на всѣхъ нихъ своеобразный отпечатокъ. Тѣмъ болѣе это можно сказать про то сообщество, которое избрано темой настоящаго очерка, т.-е. прѣсноводный планктонъ¹⁾. Растительные и животные организмы планктона объединены между собой жизнью въ открытыхъ водахъ, связанной съ цѣлымъ рядомъ спеціальныхъ условій. Изъ числа послѣднихъ достаточно упомянуть отсутствіе субстрата, заставляющее планктонные организмы проводить всю жизнь во взвѣшенномъ состояніи, чтобы понять, что эта біологическая группа должна представлять собою нѣчто цѣльное и притомъ совершенно своеобразное, не имѣющее себѣ параллелей среди сообществъ организмовъ, обитающихъ въ воздушной средѣ. Дѣй-

¹⁾ Мы остановились на очеркѣ прѣсноводнаго планктона потому, что гидробиологія въ ея полномъ содержаніи представляетъ въ настоящее время весьма широко разработанную отрасль науки; въ книгѣ небольшого размѣра совершенно невозможно дать хотя бы только основы ея.

ствительно, если мы можемъ съ извѣстнымъ правомъ сравнивать въ біологическомъ отношеніи обитателей береговыхъ зарослей съ міромъ организмовъ нашихъ луговъ или лѣсовъ, то съ чѣмъ мы сравнимъ планктонъ? Съ міромъ насѣкомыхъ, порхающихъ въ воздушной средѣ? Но насѣкомыя находятся въ воздухѣ только временно,—вся ихъ жизнь, процессы питанія, размноженія и развитія тѣсно связаны съ поверхностью земли и населяющими послѣднюю организмами. Другое дѣло представители планктона. У нихъ цѣлые ряды поколѣній проводятъ всю жизнь въ открытой водѣ, совершенно не нуждаясь въ субстратѣ.

Изученіе планктона особенно интересно потому, что сравнительно легко учесть фізіологическія отношенія входящихъ въ его составъ организмовъ и окружающей ихъ среды. Мы всегда можемъ подвергнуть анализу естественныя воды или воды аквариума, въ которомъ находятся изслѣдуемые планктонные организмы. Такимъ образомъ нами опредѣляются вещества, необходимыя для этихъ формъ, вещества, поглощаемыя ими въ извѣстный періодъ времени изъ окружающей среды, и вещества, въ эту среду выдѣляемыя. Изслѣдованія такого рода не требуютъ при этомъ сложныхъ спеціальныхъ приспособленій, какія необходимы для опытовъ по фізіологіи наземныхъ организмовъ. Кромѣ того, здѣсь мы можемъ имѣть дѣло съ фізіологическими явленіями не у одной особи, а сразу у цѣлаго громаднаго комплекса ихъ, можемъ опредѣлять вліяніе этого комплекса на окружающую среду, съ одной стороны, и зависимость его отъ этой среды, съ другой.

Въ данное время гидробиологія привлекла къ себѣ большіе кадры ученыхъ. Основываются спеціальныя журналы, работаетъ цѣлый рядъ гидробиологическихъ станцій, и число изслѣдованій, ежегодно выходящихъ по вопросамъ этой науки, считается сотнями. Россія не осталась въ сторонѣ отъ этого теченія, что вполне понятно при обиліи и разнообразіи водоемовъ, находящихся въ ея предѣлахъ, и при томъ значеніи, которое гидробиологія начинаетъ пріобрѣтать въ чисто практическихъ вопросахъ, какъ, на примѣръ, въ рыбномъ дѣлѣ, въ вопросѣ о загрязненіи и очисткѣ естественныхъ водъ и т. д.

Къ сожалѣнію, отсутствіе на русскомъ языкѣ гидробиологическихъ изданій общаго характера затрудняетъ работу начинающаго изслѣдователя; единственная книга такого рода — Лампертъ «Жизнь прѣсныхъ водъ» (1900 г.) — хотя и вышла въ русскомъ переводѣ относительно недавно, но уже далеко не стоитъ на уровнѣ современнаго развитія гидробиологіи ¹⁾.

Задача настоящаго очерка пополнить этотъ пробѣлъ хотя бы отчасти (по крайней мѣрѣ въ томъ, что касается ученія о планктонѣ); надо надѣяться, что въ близкомъ будущемъ мы будемъ обладать достаточной русской литературой по гидробиологіи вообще.

Даже владѣющій языками русскій читатель, послѣ ознакомленія съ основными иностранными гидробиологическими руководствами, останется всетаки неудовлетвореннымъ въ одномъ отношеніи, — онъ ни-

¹⁾ Въ новомъ нѣмецкомъ изданіи отдѣлы, посвященные планктону, также не обнимаютъ предмета въ современной его разработкѣ.

чего или почти ничего не узнаеть по гидробиологіи Россіи. Дѣло въ томъ, что значительное большинство работъ нашихъ ученыхъ издано на недоступномъ иностранцамъ русскомъ языкѣ, почему въ написанныхъ послѣдними гидробиологическихъ руководствахъ мы почти не встрѣчаемъ описаній и примѣровъ, касающихся Россіи. Между тѣмъ наша страна въ географическомъ отношеніи сильно отличается отъ западной Европы и во многомъ является очень своеобразной. Произведенныя въ Россіи изслѣдованія даютъ много хорошихъ примѣровъ, иллюстрирующихъ тѣ или иные законы гидробиологіи. Въ виду сказаннаго авторъ считалъ своей задачей во всѣхъ случаяхъ, гдѣ это представлялось возможнымъ, пользоваться въ качествѣ матеріала данными, относящимися къ русскимъ водоемамъ.

СОДЕРЖАНІЕ.

Главы.	Стр.
I. Характерныя черты планктонныхъ организмовъ	1
II. Составные элементы планктона.	20
III. Біологическая классификація планктона	88
IV Происхожденіе прѣсноводнаго планктона	94
V Географическое распространеніе планктона	108
VI. Питаніе планктона	125
VII. Физико-химическія условія въ различныхъ водоемахъ и зависимость отъ нихъ планктонныхъ организмовъ	137
VIII. Сезонныя измѣненія состава планктона и колебанія этого состава въ различные годы	171
IX. Цикломорфозъ планктонныхъ организмовъ и ихъ сезонныя варіаціи	182
X. Вертикальное и горизонтальное распредѣленіе планктона.	203
XI. Планктонъ водоемовъ различного типа	229

Главы.	Стр.
XII. Жизнь загрязненныхъ водъ	247
XIII. Значеніе планктона въ хозяйствѣ человека	263
XIV Методика планктонныхъ изслѣдованій	284
Основная литература по гидробіологіи	303
Основная литература по планктону прѣсныхъ водъ Россіи.	304
Указатель	311

I.

ХАРАКТЕРНЫЯ ЧЕРТЫ ПЛАНКТОННЫХЪ ОРГАНИЗМОВЪ.

Такъ какъ наиболѣе характерной чертой, опредѣляющей собою весь внѣшній обликъ планктонныхъ существъ, является ихъ способность все время держаться во взвѣшенномъ состояніи въ открытыхъ водахъ («парить», если это выраженіе возможно примѣнить къ водной средѣ), то намъ необходимо предварительно познакомиться съ законами «паренія». Послѣдніе одинаковы для морского и для прѣсноводнаго планктона, а потому мы и будемъ разсматривать ихъ на примѣрахъ изъ той и другой области.

Всякое тѣло, которое удѣльно нѣсколько тяжелѣе воды, должно въ ней болѣе или менѣе быстро тонуть; въ виду этого мы находимъ у планктонныхъ организмовъ цѣлый рядъ приспособленій для борьбы съ погруженіемъ. Отъ чего зависитъ быстрота послѣдняго? Прежде всего, конечно, отъ различія удѣльнаго вѣса организма и воды. Чѣмъ больше «остаточный вѣсъ» перваго, тѣмъ скорѣе его погруженіе. Послѣднее обусловливается, однако, не одной этой причиной. Между всякимъ тонущимъ тѣломъ и частицами воды происходитъ треніе, которое замедляетъ дви-

женіе внизъ. Размѣры этого тренія зависятъ, конечно, отъ величины тѣла и формы его поверхности. Чѣмъ больше поверхность тѣла по сравненію съ его объемомъ, тѣмъ замедляющая погруженіе роль тренія будетъ значительнѣй. (То же самое справедливо и для воздушной среды,—достаточно вспомнить разницу въ быстротѣ паденія компактнаго шара и тоненькаго листочка, приготовленныхъ изъ одного и того же вещества). Отношеніе абсолютной величины поверхности къ объему мы называемъ «относительной (удѣльной) поверхностью»; чѣмъ больше величина послѣдней, тѣмъ сильнѣе будетъ дѣйствовать треніе. Кромѣ этой величины скорость погруженія зависитъ также отъ расположенія плоскостей тѣла. Понятно, напримѣръ, что одинъ и тотъ же предметъ, имѣющій форму тонкаго листа, будетъ тонуть съ совершенно различной скоростью, смотря по тому, опускается ли онъ ребромъ внизъ и при этомъ легко разрѣзаетъ воду или же ориентированъ въ горизонтальной плоскости. При послѣднемъ положеніи вода будетъ оказывать максимальное сопротивленіе. Вообще сопротивленіе, испытываемое какой-либо плоскостью, тѣмъ значительнѣе, чѣмъ ближе къ прямому углу, образуемый ею съ направленіемъ движенія. Поэтому, при выясненіи способности какого-либо организма къ плаванію (собственно къ «паренію»), необходимо обращать вниманіе на его «вертикальную проэкцію»,—чѣмъ она больше, тѣмъ бѣльшее сопротивленіе погруженію оказываетъ вода.

Подъ общимъ терминомъ «сопротивленіе формы» мы будемъ понимать сопротивленіе погруженію, обу-

словленное съ одной стороны «относительной поверхностью», а съ другой—величиной «вертикальной проекціи».

Наконецъ быстрота погруженія зависитъ и отъ тѣхъ свойствъ, которыми въ данный моментъ обладаетъ окружающая планктонные организмы вода. Прежде всего имѣетъ значеніе ея температура. Какъ мы знаемъ, съ измѣненіемъ температуры измѣняется объемъ воды, а, слѣдовательно, и ея удѣльный вѣсъ. Поэтому въ болѣе теплой, легкой водѣ погруженіе идетъ быстрѣе, чѣмъ въ холодной. Однако это измѣненіе удѣльнаго вѣса настолько незначительно, что имѣетъ скорѣе только теоретическое значеніе. Гораздо важнѣе второй факторъ, также зависящій отъ температуры. Это такъ называемое «внутреннее треніе» или «вязкость» воды. Понятно, что быстрота погруженія въ высокой степени зависитъ отъ вязкости среды, а вязкость очень сильно измѣняется съ измѣненіемъ температуры. При повышеніи температуры она сильно падаетъ, при пониженіи, наоборотъ, возрастаетъ. При нулѣ вязкость достигаетъ своего максимума, при 25° ея величина вдвое меньше. Измѣненія этого свойства отражаются на способности организмовъ къ «паренію» гораздо сильнѣе, чѣмъ параллельныя измѣненія удѣльнаго вѣса воды.

Кромѣ температуры «внутреннее треніе» зависитъ также отъ химическаго состава воды того или иного водоема¹⁾. Практически особенно важно вліяніе

¹⁾ Насколько химическій составъ можетъ отражаться на вязкости жидкости видно изъ слѣдующаго: смѣсь воды и эфира значительно легче удѣльно, чѣмъ чистая вода, однако погруженіе въ этой смѣси идетъ медленнѣе,—настолько велико ея внутреннее треніе.

растворенныхъ солей, которое, увеличивая удѣльный вѣсъ, въ то же время сильно повышаетъ вязкость; такимъ образомъ сравнительно ничтожнаго количества соли въ растворѣ достаточно, чтобы вдвое ослабить быстроту погруженія.

Оствальдъ, посвятившій этому вопросу специальное изслѣдованіе, резюмируетъ все сказанное выше въ видѣ такой формулы:

$$\text{быстрота погруженія} = \frac{\text{остаточный вѣсъ}}{\text{сопротивленіе формы} \times \text{внутреннее треніе воды.}}$$

Такимъ образомъ способность «паренія» повышается при уменьшеніи удѣльнаго вѣса организма, увеличеніи его относительной поверхности и вертикальной проэкціи, при паденіи температуры и повышеніи солености. Обратныя условія будутъ понижать эту способность.

Посмотримъ теперь, въ чемъ можетъ выражаться приспособленіе планктонныхъ организмовъ къ указаннымъ условіямъ «паренія».

Такъ какъ изъ трехъ элементовъ приведенной выше формулы одинъ—а именно внутреннее треніе воды—не зависитъ отъ планктонныхъ существъ, то они приспособляются къ «паренію», измѣняя въ благопріятномъ для себя смыслѣ два другіе ея элемента. Вопервыхъ, они могутъ стремиться къ уменьшенію «остаточнаго вѣса», понижая собственный удѣльный вѣсъ, а, вовторыхъ, могутъ увеличивать свою поверхность и развивать выгодно расположенныя плоскости. Оба эти типа приспособленія широко распространены среди представителей планктона, независимо отъ принадлежности послѣднихъ къ той

или иной систематической группѣ растительнаго или животнаго царства.

Въ общемъ удѣльный вѣсъ большинства планктонныхъ организмовъ близокъ къ удѣльному вѣсу воды. У низшихъ одноклѣтныхъ формъ это часто достигается тѣмъ, что ихъ протоплазма содержитъ многочисленные и объемистыя вакуоли, наполненныя водой. Точно также и у многоклѣтныхъ планктонныхъ организмовъ ткани тѣла чрезвычайно «водянисты». Такъ, напримѣръ, тѣло нѣкоторыхъ медузъ Средиземнаго моря содержитъ 95—96% воды. Тотъ же результатъ—уменьшеніе удѣльнаго вѣса—достигается образованіемъ слизи, часто выдѣляемой планктонными водорослями (да и не ими однѣми) въ большомъ количествѣ. Наоборотъ, элементы скелета, достигающаго порой значительной массивности у береговыхъ и донныхъ формъ, у родственныхъ имъ планктонныхъ организмовъ или исчезаютъ, или же сводятся къ очень легкимъ и тонкимъ образованіямъ, часто чрезвычайно изящной структуры. Такое различіе въ строеніи скелета бросается въ глаза уже у корне-ножекъ и водорослей, но особенно рѣзко вы-



Рис. 1. *Carinaria mediterranea* Pér. Lesl, (по Штейеру).

ражено оно у моллюсковъ. Достаточно сравнить толстую, тяжелую раковину какой-нибудь прибрежной улитки съ крайне нѣжной, легкой, зачаточной раковиной морского планктоннаго моллюска каринарии (рис. 1).

Особенно интересной представляется тенденція пользоваться въ цѣляхъ «паренія» тѣми продуктами обмена веществъ, которые легче воды. Такимъ веществомъ можетъ являться углекислота. Часть ея, вмѣсто того, чтобы выдѣляться организмомъ наружу, задерживается въ немъ (въ особыхъ вакуоляхъ) и поддерживаетъ его на водѣ. Именно благодаря этому плаваютъ нѣкоторыя прѣсноводныя корненожки—*Arcella*, *Diffugia hydrostatica* (рис. 2), а



Рис. 2. *Diffugia hydrostatica* Zach. (по Цахаріасу изъ Штейера).

также многія синезеленныя водоросли. Среди послѣднихъ только планктонныя формы образуютъ газовыя вакуоли, а ихъ ближайшіе родственники, ведущіе сидячій или донный образъ жизни, такихъ вакуолей не имѣютъ. Лишены ихъ также и покоящіяся стадіи планктонныхъ синезеленныхъ водорослей, такъ какъ онѣ должны опуститься на дно. Такія вакуоли представляютъ до извѣстной степени автоматическій аппаратъ, регулирующий способность къ паренію при измѣненіи температуры. Когда послѣдняя повышается и въ силу этого организмы начинаютъ легче погружаться, газовыя вакуоли расширяются, и удѣльный вѣсъ организма падаетъ.

Растенія и животныя откладываютъ въ своемъ тѣлѣ запасныя питательныя вещества въ видѣ того или иного органическаго соединенія. Въ растительномъ царствѣ наиболѣе обычнымъ запаснымъ веществомъ является крахмалъ. Конечно запасы накапливаются не исключительно въ видѣ этого соеди-

ненія, — наряду съ крахмалистыми сѣменами мы встрѣчаемъ и сѣмена маслянистыя. Но у большинства наземныхъ растений крахмалъ играетъ несравненно ббольшую роль, чѣмъ масло. Другое дѣло—планктонныя водоросли. Крахмалъ представляетъ вещество, по сравненію съ масломъ значительно болѣе тяжелое, а потому невыгодное для планктонныхъ организмовъ. Масло, наоборотъ, даже легче воды, поэтому, чѣмъ больше его запасы, тѣмъ данной водоросли легче плавать. Наиболѣе важныя планктонныя водоросли—діатомеи и сине-зеленыя—никогда не имѣютъ крахмала. Зеленыя водоросли вообще образуютъ крахмалъ, но ихъ планктонные представители развиваютъ въ себѣ маслянистыя вещества. Жировыми веществами пользуются для той же цѣли и животныя,—мы очень часто встрѣчаемъ циклоповъ, переполненныхъ крупными, ярко окрашенными каплями жира; такія же капли откладываются внутри нѣкоторыхъ одноклѣтныхъ животныхъ, напримѣръ, радіолярій (рис. 3)¹.

Такими способами водные организмы въ цѣляхъ «паренія» измѣняютъ свой удѣльный вѣсъ. Еще

¹) Вообще жировыя вещества составляютъ такую неотъемлемую особенность планктона, что могутъ вызывать нѣкоторыя опредѣленные явленія въ самомъ водоемѣ. Послѣ смерти содержащихъ жиръ организмовъ и по разрушеніи ихъ оболочекъ жировыя вещества освобождаются и всплываютъ на поверхность (Planktonöl). Благодаря успокаивающему вліянію тонкаго жирового слоя мы наблюдаемъ на поверхности водоема, подернутаго мелкой зыбью отъ слабаго вѣтра, тихія, спокойныя какъ зеркало, отдѣльныя мѣста. Та же маслянистая пленка иногда препятствуетъ осѣдающимъ на поверхность воды мельчайшимъ капелькамъ тумана и росы сливаться съ водной массой, и эти капельки долгое время плаваютъ въ видѣ крошечныхъ шариковъ по поверхности.

разнообразіе приспособленія, ведущія къ измѣненію другого члена нашей формулы—«сопротивленія поверхности».

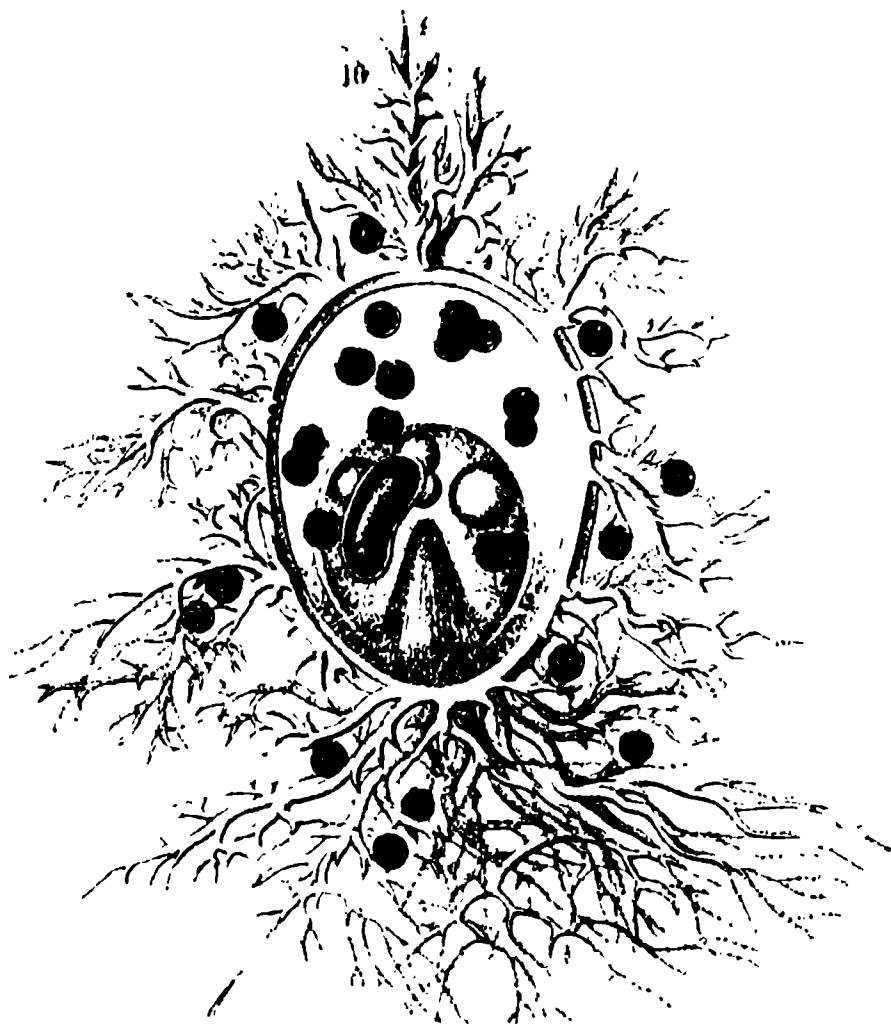


Рис. 3. *Lithocircus magnificus* Наеск. Свѣтлые шарики во внутренней капсулѣ—жировыя капли, почковидное тѣло—ядро, темные шарики, разбросанные преимущественно снаружи внутренней капсулы,—зооксантеллы (по Геккелю).

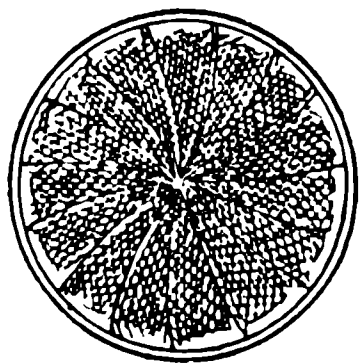


Рис. 4. *Coscinodiscus curvatus* Grun. (по Шмидту изъ Штейера).

Стремленіе къ увеличенію поверхности во многихъ случаяхъ приводитъ къ образованію сплюснутыхъ формъ; примѣромъ послѣднихъ можетъ служить діатомея *Coscinodiscus* (рис. 4),—столь нѣжныхъ дисковидныхъ оболочекъ мы не встрѣтимъ ни у одной діатомеи, ведущей донный образъ жизни.

Иногда такая плоская форма достигается при посредствѣ образованія колоній; примѣровъ подобнаго рода можно найти очень много, достаточно взглянуть на прѣсноводную колонию зеленой водоросли *Pediastrum* (рис. 5).

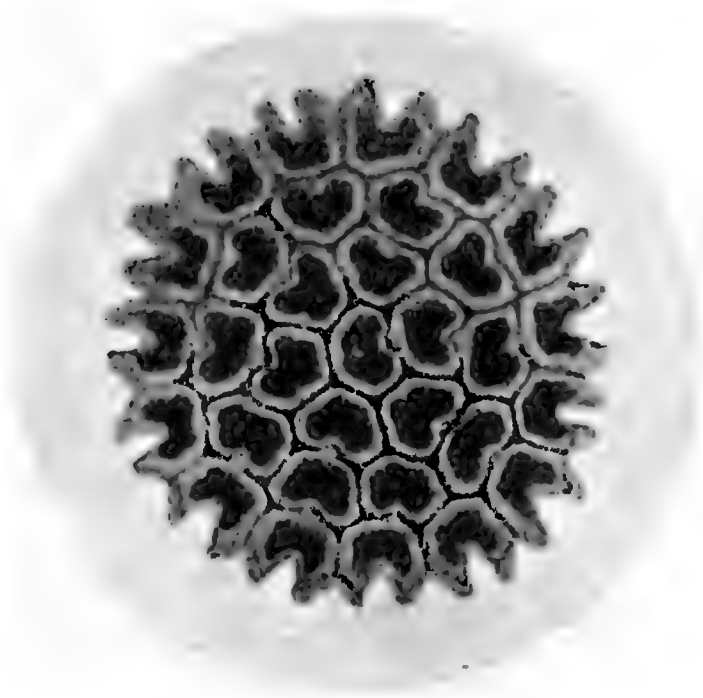


Рис. 5. *Pediastrum angulosum* Ehr. v. *araneosum* (микрофот. Болохонцева).

Въ другихъ случаяхъ на помощь организму приходитъ выделяемая имъ слизь, которая вмѣстѣ съ его оболочками даетъ необходимую плоскость. Такія слизистыя образованія были описаны у діатомеи *Asterionella*, обычнѣйшей формы нашихъ средне-русскихъ

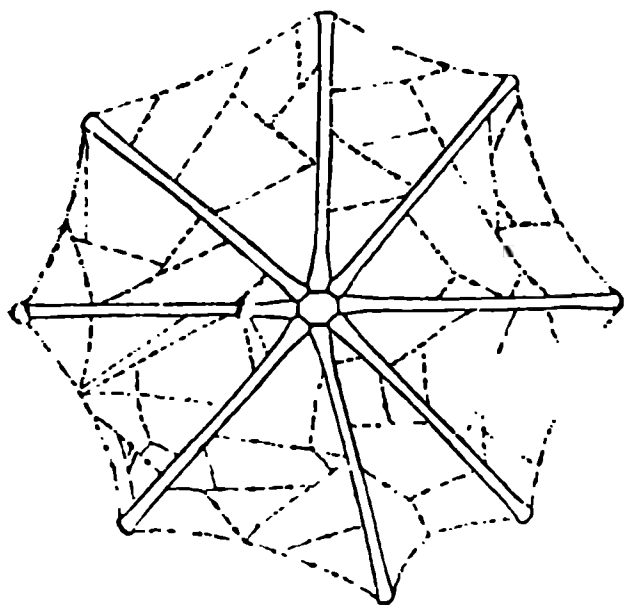


Рис. 6. *Asterionella gracillima* Heib. (по Фойгту изъ Штейера).

озеръ, которая представляетъ звѣздчатую колонию изъ очень тонкихъ клѣтокъ. Промежутки между послѣдними заняты слизью; въ результатѣ такой комбинаціи получается настоящій парашютъ (рис. 6).

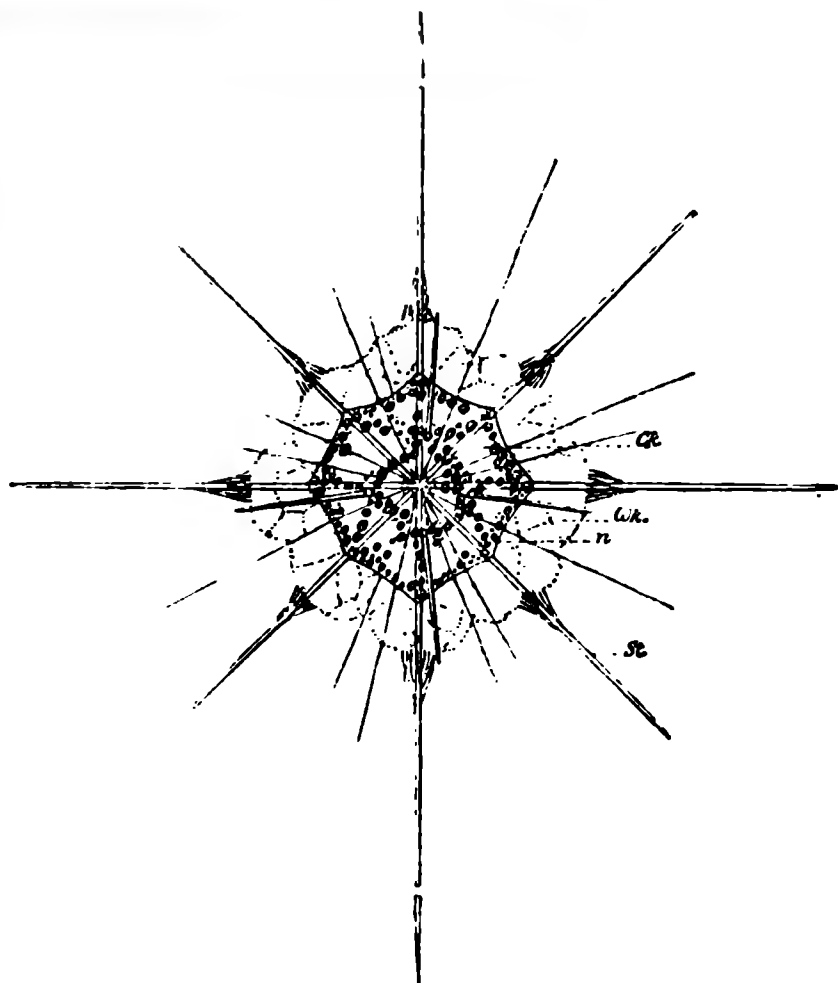
Въ другихъ случаяхъ организмъ въ цѣляхъ увеличенія своей поверхности вытягивается въ одномъ направленіи, и развиваются палочкообразныя формы. Таковы тончайшія длинныя клѣтки діатомеи *Synedra*.

Другая прѣсноводная діатомея *Fragillaria* образуетъ длинныя ленты путемъ соединенія сотенъ узкихъ клѣтокъ въ цѣпныя колоніи (рис. 7).



Рис. 7. *Fragillaria crotonensis* Edw.
(микрофотографія
Болохонцева).

Однако у всѣхъ формъ, сведенныхъ къ одной плоскости, имѣется существенный недостатокъ,—случайно повернувшись бокомъ, онѣ начинаютъ легко разрѣзать воду и поэтому быстрее погружаться. Следовательно, гораздо выгоднѣе развивать плоскости или отростки различно ориентированные, такъ какъ въ этомъ случаѣ при любомъ положеніи организма то та, то



иная плоскость
будетъ оказы-
вать достаточное
сопротивленіе
погруженію.

Почти идеально

въ этомъ отно-
шеніи органи-

Рис. 8. *Acanthometra elastica*.
(По Р. Гертвигу).

зованы многія морскія формы, напр., нѣкоторыя радіо-
ляріи, легкіе и геометрически правильные скелеты

которыхъ образуютъ множество направленныхъ во всѣ стороны шиповъ (рис. 8); послѣдніе иногда снабжены расширеніями для еще большаго увеличенія поверхности. Развитіе шиповъ для указанной цѣли чрезвычайно распространено какъ среди растительнаго, такъ и животнаго планктона. Достаточно взглянуть на нѣкоторыхъ коловратокъ, на-примѣръ,—*Notholca longispina* (рис. см. ниже), или на причудливыя формы личинокъ морскихъ ракообразныхъ (рис. 9). Подобные придатки развиваются не только у взрослыхъ водныхъ организмовъ и ихъ личинокъ; мы часто встрѣчаемъ ихъ и на яйцахъ въ тѣхъ слу-

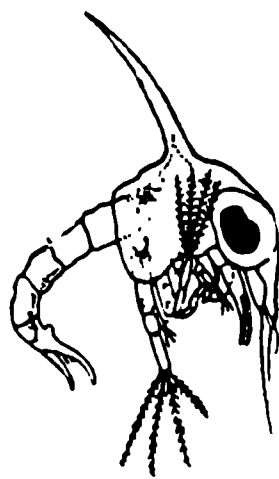


Рис. 9. Личинка (Zoea) крабба *Carcinus maenas* (изъ Калмана).

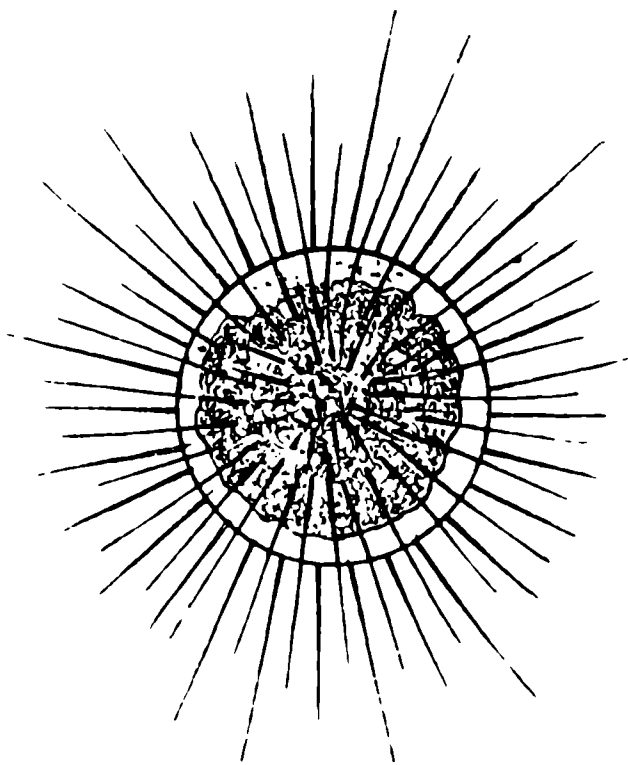


Рис. 10. Яйцо *Synchaeta stylata* (по Русселе).

чаяхъ, когда послѣднія не опускаются на дно водоема, а остаются составнымъ элементомъ планктона. Такія яйца имѣетъ коловратка *Synchaeta stylata* (рис. 10).

По отношенію къ молодымъ формамъ надо отмѣтить, что онѣ, благодаря своему меньшему объему, оказываются въ общемъ въ болѣе выгод-

ныхъ условіяхъ «паренія» по сравненію съ взрослыми.

Конечно и органы активнаго движенія для многихъ

изъ животныхъ представителей планктона играютъ очень большую роль въ дѣлѣ борьбы съ погруженіемъ.

Третій элементъ нашей формулы—«внутреннее треніе воды»—не зависитъ отъ планктонныхъ организмовъ, но зато самъ можетъ измѣняться въ связи съ метеорологическими и вообще физико-химическими условіями. При этомъ и условія «паренія» существенно измѣняются, слѣдовательно, представители планктона должны такъ или иначе реагировать на эти измѣненія. Въ результатъ мы наблюдаемъ образованіе мѣстныхъ и сезонныхъ разновидностей, а порою, можетъ быть, и новыхъ видовъ. Такъ, на примѣръ, Кунъ отмѣчаетъ, что, при переходѣ изъ теплаго и содержащаго меньшій процентъ соли Гвинейскаго теченія въ болѣе холодное и въ то же время несущее болѣе соленую воду теченіе Южно-экваторіальное, происходитъ рѣзкая смѣна видовъ планктонныхъ жгутиконосныхъ *Ceratium*; длиннорогія формы Гвинейскаго теченія смѣняются короткорогими. Это явленіе для насъ вполне понятно, такъ какъ внутреннее треніе въ болѣе холодной и соленой водѣ значительно выше, и потому для ея обитателей нѣтъ нужды въ чрезмѣрномъ развитіи отростковъ. Штингелинъ по отношенію къ прѣсноводному планктону указываетъ, что тропическія формы обычно гораздо мельче соотвѣствующихъ формъ умѣреннаго пояса, такъ какъ послѣднія живутъ въ болѣе холодной водѣ. Этотъ фактъ кажется на первый взглядъ противорѣчащимъ нашему обычному представленію о богатствѣ тропическаго міра, но онъ стоитъ въ строгомъ соотвѣтствіи съ физическими условіями окружающей среды.

Съ такой же картиной мы встрѣчаемся при изу-

ченіи вертикальнаго распредѣленія организмовъ въ водоемахъ, обладающихъ достаточно рѣзкимъ различіемъ поверхностной и глубинной температуры, т.-е. въ моряхъ и глубокихъ озерахъ. Ло-Біанко приводитъ слѣдующіе размѣры сагиттъ, живущихъ на разныхъ глубинахъ Неаполитанскаго залива:

Sagitta bipunctata — живетъ на померхн., длина тѣла 15 мм.
 » enflata — » на средн. глуб., » » 20 мм.
 » hexaptera — » въ глубинахъ » » 60 мм.

Подобныя явленія можно наблюдать и у прѣсно-водныхъ организмовъ, хотя, конечно, приспособле-



Рис. 11. *Polyarthra platyptera* Ehr. (по Веберу).



Рис. 12. *Polyarthra platyptera* var. *euruptera*. Wierz. (Изъ Вѣржейскаго).

ніе къ измѣненіямъ температуры съ глубиной не всегда отражается именно на размѣрахъ тѣла. Такъ, наримѣръ, коловратка *Polyarthra platyptera* имѣетъ двѣ формы — типичную мелкую (рис. 11) и болѣе крупную, но зато снабженную и болѣе сильными органами активнаго движенія, разновидность — *v. euruptera* (рис. 12). Въ лѣтнее время, по наблюденіямъ на Глубокомъ озерѣ Московской губерніи, въ поверхностныхъ слояхъ преобладаетъ *v. euruptera* съ

ея мощными плавательными придатками, а на холодныхъ глубинахъ — типичная форма.

Въ водоемахъ нашей умѣренной полосы есть организмы, живущіе въ теченіе какого-нибудь опредѣленнаго періода, которымъ мы можемъ присвоить названія лѣтнихъ и зимнихъ; при сравненіи

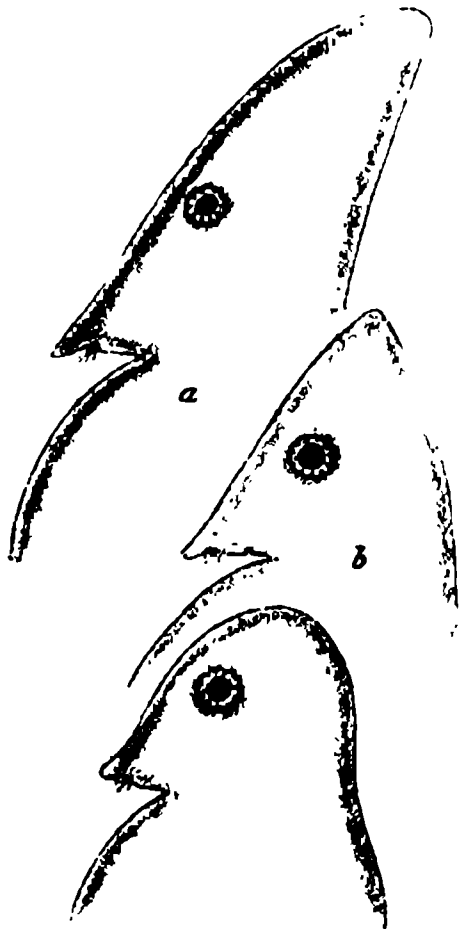


Рис. 13. Измѣненія высоты шлема *Hyalodaphnia*. а — лѣтняя форма, в, — осенняя и весенняя форма, с — зимняя форма (по Цахаріасу).

ихъ между собой указанные выше законности бросаются въ глаза совершенно ясно. Но наряду съ ними существуютъ другія формы, которыя держатся въ планктонѣ или круглый годъ, или же въ теченіе очень долгихъ періодовъ. Такіе виды чрезвычайно склонны къ образованію сезонныхъ разновидностей; строеніе послѣднихъ совершенно ясно указываетъ на вліяніе все тѣхъ же законовъ «паренія».

Классическимъ примѣромъ въ этомъ отношеніи служитъ ракообразное *Hyalodaphnia*; прежде описывали много видовъ этого рода, но потомъ убѣдились, что это по большей части сезонныя разновидности. Зимней порѣ свойственны формы съ широкими округлыми головами, лѣтней — съ очень высокими, вытянутыми на подобіе шлема; въ весеннее и осеннее время мы встрѣчаемъ промежуточные между описанными формы (рисун. 13) ¹⁾.

¹⁾ Что такія различія дѣйствительно имѣютъ значеніе для плаванія, показываютъ опыты Оствальда, при которыхъ взя-

Такой же характеръ носить циклъ сезонныхъ измѣненій коловратки *Brachionus pala*—*amphiceros*. Этотъ видъ имѣетъ типичную форму—*Brachionus pala*, не обладающую подвижными придатками на задней половинѣ панцыря и живущую главнымъ образомъ въ зимній періодъ; къ веснѣ такіе придатки начинаютъ появляться и съ каждымъ поколѣніемъ становятся все больше (параллельно увеличиваются обычно и размѣры переднихъ рожковъ панцыря)—получается *Br. pala-amphiceros* (рис. 14). Макси-

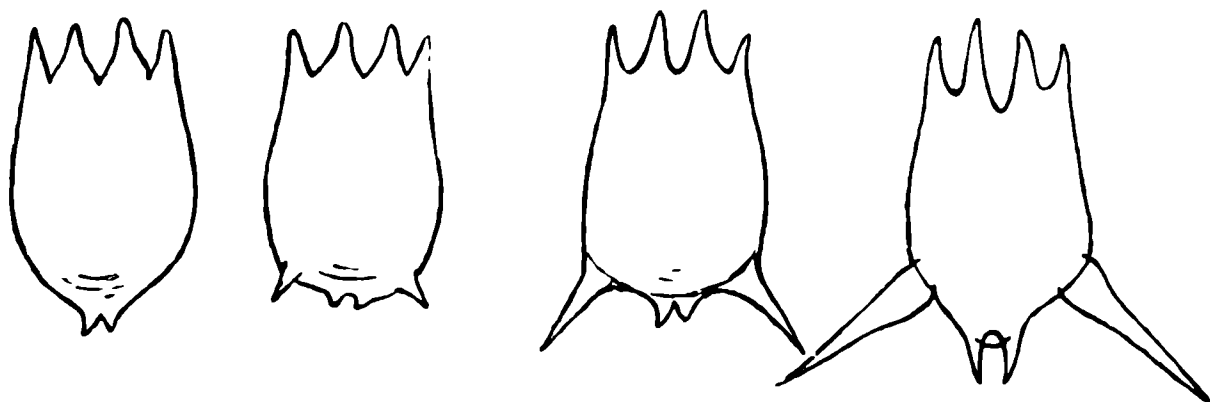


Рис. 14. Переходныя формы между *Brachionus pala* (зим. фор.) и *Br. pala-amphiceros* (лѣтн. фор.) (по Вържейскому).

мальное развитіе отростковъ и придатковъ мы находимъ у *Brachionus pala-dorcas-spinosus*, однако послѣдняя разновидность не всегда обязательна въ циклѣ рассматриваемаго вида.

Наконецъ, въ зависимости отъ рассматриваемыхъ законовъ и колоніи планктонныхъ организмовъ въ разное время года могутъ формироваться различнымъ образомъ; такъ, на примѣръ, въ колоніи *Asterionella* лѣтомъ бываетъ меньше клѣтокъ, чѣмъ зимой.

Послѣ максимальнаго лѣтняго развитія различныхъ сезонныхъ приспособленій, клонящихся къ

тые изъ холодной воды рачки *Hyalodaphnia* и *Diaptomus* опускались на дно аквариума при согрѣваніи воды и вновь всплывали при ея охлажденіи.

повышенію способности «паренія», мы замѣчаемъ постепенное ихъ ослабленіе и возвращеніе организма къ типичной формѣ.

Итакъ необходимость бороться противъ погруженія вызвала рядъ особенностей планктонныхъ организмовъ; прозрачная среда, въ которой послѣдніе постоянно находятся, съ своей стороны наложила на

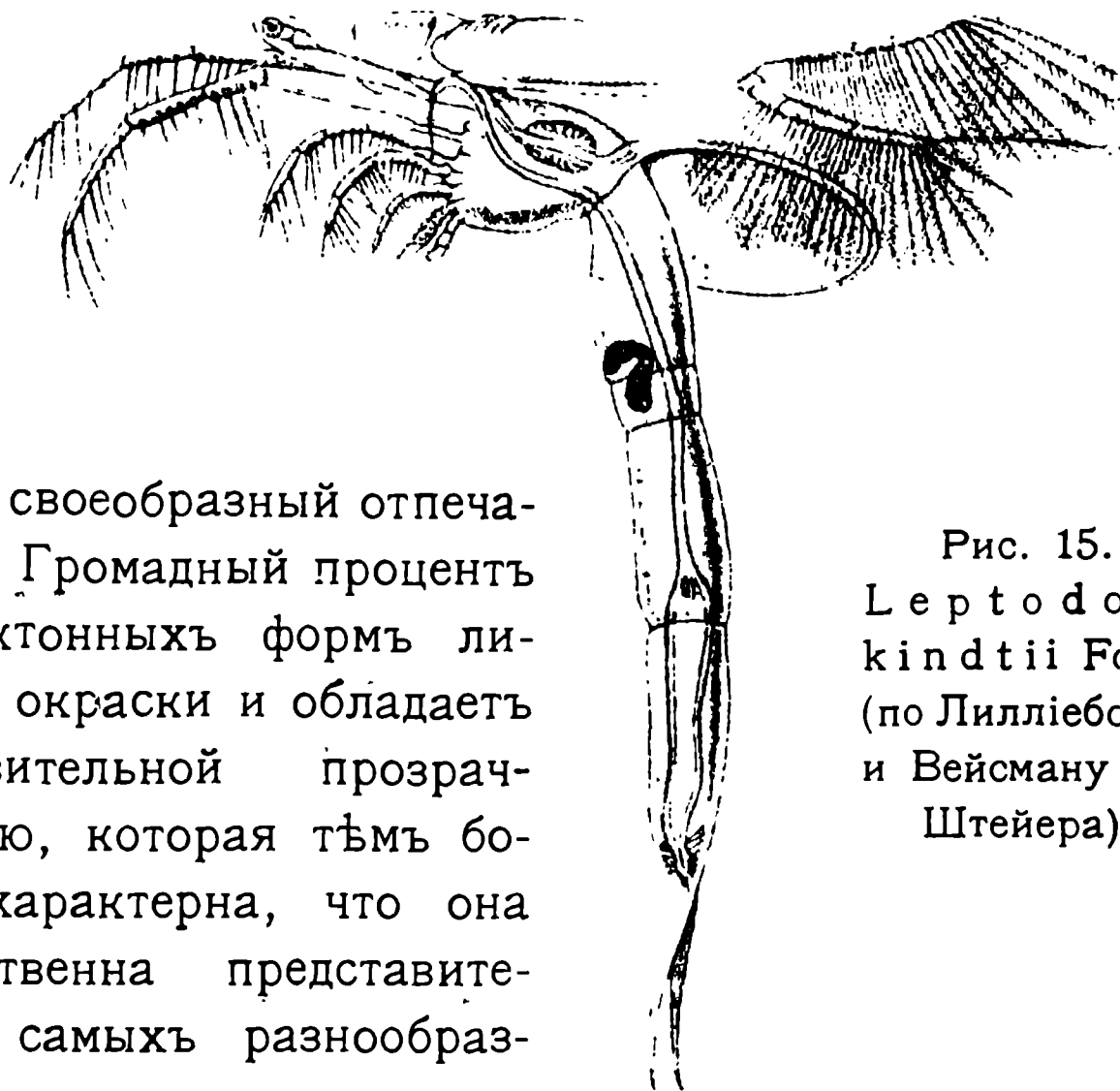


Рис. 15.
Leptodora
kindtii Focke
(по Лилліеборгу
и Вейсману изъ
Штейера).

нихъ своеобразный отпечатокъ. Громадный процентъ планктонныхъ формъ лишенъ окраски и обладаетъ поразительной прозрачностью, которая тѣмъ болѣе характерна, что она свойственна представителямъ самыхъ разнообразныхъ въ систематическомъ

отношеніи группъ. Прозрачны различныя кишечно-полостныя — медузы, венеринъ поясъ, прозрачны планктонные моллюски, ракообразныя. Изъ числа послѣднихъ очень интересна въ этомъ отношеніи прѣсноводная форма—*Leptodora kindtii* (рис. 15).

Личинки наѣкомыхъ рѣдко ведутъ планктонный образъ жизни, но одна изъ нихъ, Corethra, прямо паразитична по своей прозрачности; многія чисто гистологическія детали можно наблюдать у нея въ живомъ состояніи (рис. 16). Точно также про-

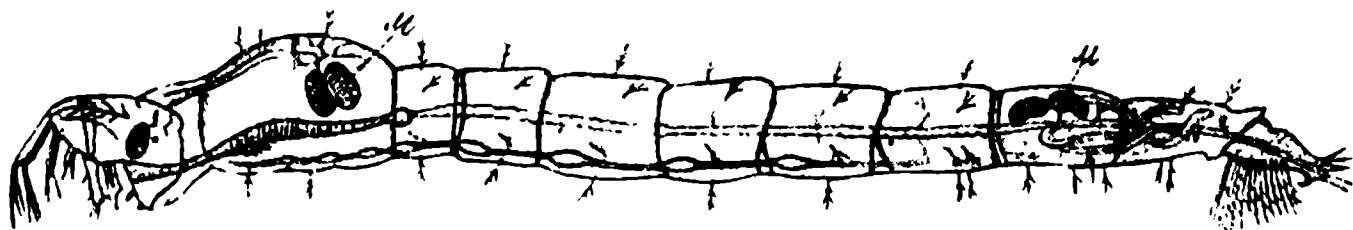


Рис. 16. Личинка *Corethra plumicornis*. Fabr. (По Меннерту, изъ Порчинскаго).

зрачны многочисленныя въ морскихъ водахъ личинки иглокожихъ, различные представители оболочниковъ и даже планктонныя рыбы.

У многихъ организмовъ такого типа окрашенными являются только тѣ части, которыя не могутъ утратить эту окраску, не утративъ при этомъ и способности функционировать. Такъ, напримѣръ, сохраняютъ свой цвѣтъ хроматофоры водорослей ¹⁾ (необходимые имъ для усвоенія углекислоты), кровь рыбъ, зрительный пигментъ различныхъ животныхъ и т. п.

Прозрачность планктонныхъ организмовъ съ біологической точки зрѣнія объяснялась различно; прежде въ ней видѣли главнымъ образомъ приспособленіе покровительственнаго характера, окраску, теперь же подчеркиваютъ, что это явленіе можетъ имѣть и иное

¹⁾ При этомъ, однако, у многихъ планктонныхъ формъ они окрашены значительно блѣднѣе, чѣмъ у родственныхъ имъ видовъ, ведущихъ иной образъ жизни.

значеніе. Оно, быть можетъ, является результатомъ прямого дѣйствія окружающей среды. Не исключено также предположеніе, что прозрачность полезна для организма еще и потому, что даетъ ему возмож-

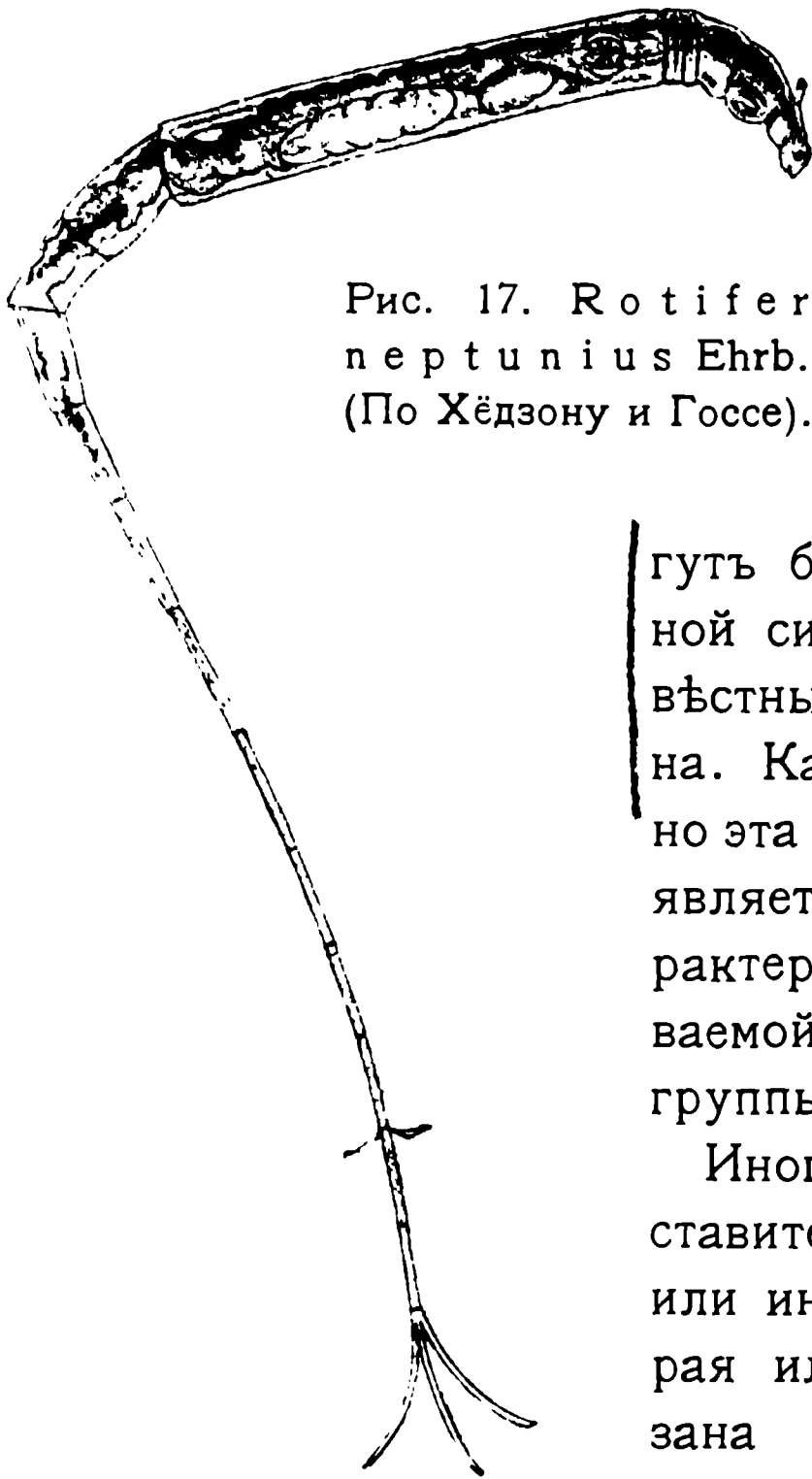


Рис. 17. *Rotifer pertunius* Ehrb.
(По Хёдзону и Госсе).

ность пропускать черезъ себя, не задерживая, большое количество падающихъ на него лучей; послѣдніе, какъ показали нѣкоторыя прямыя наблюденія, мо-

гутъ быть при значительной силѣ вредны для известныхъ формъ планктона. Какъ бы то ни было, но эта отличительная черта является чрезвычайно характерной для рассматриваемой біологической группы.

Иногда однако ея представители получаютъ ту или иную окраску, которая или можетъ быть связана съ какими-нибудь специальными условіями

жизни (напримѣръ, красные и темно-фіолетовые тона обитателей холодныхъ и бѣдныхъ свѣтомъ морскихъ глубинъ), или же обязана своимъ происхожденіемъ одному изъ общебіологическихъ законовъ; та-

кого характера «предостерегающая окраска» нѣкоторыхъ жгучихъ кишечнополостныхъ.

Вліяніе планктоннаго образа жизни рѣзко бросается въ глаза на тѣхъ формахъ, которыя имѣютъ близкихъ родственниковъ среди береговой и донной фауны. Въ то время, какъ у послѣднихъ обычно болѣе или менѣе сильно развиты органы, служащіе для передвиженія по поверхности субстрата, у планктонныхъ существъ эти органы атрофировались. Сравните между собой донныхъ, ползающихъ коловратокъ изъ рода *Rotifer* (рис. 17) и свободно плавающихъ въ планктонѣ *Triarthra longiseta* (рис. 18); первая имѣютъ поразительно сильно развитую ногу, которая вытягивается, какъ труба телескопа, *Triarthra* же ногу совершенно утратила, но зато снабжена мощными плавательными придатками, носящими названіе весель и руля.

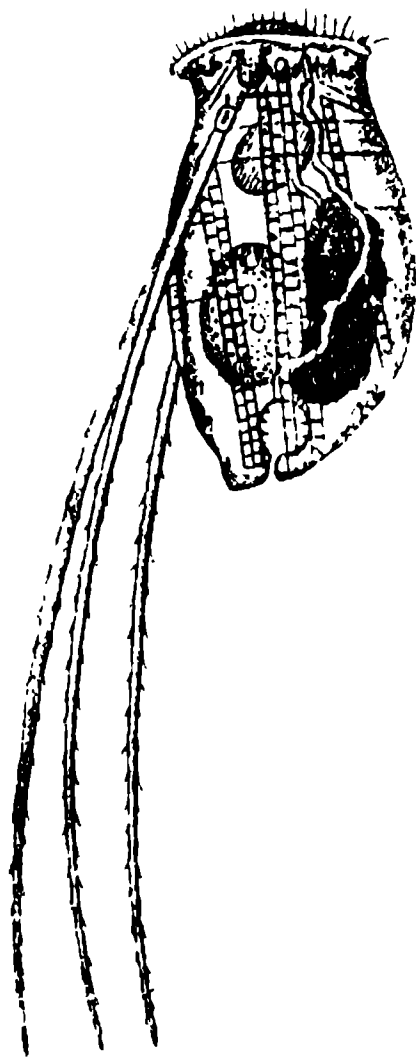


Рис. 18. *Triarthra longiseta* Ehrb. (По Веберу).

II.

СОСТАВНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПЛАНКТОНА.

Для того, чтобы дать хотя бы общее понятие о входящихъ въ составъ планктона организмахъ, конечно, мало одной главы. Но размѣры нашего очерка не позволяютъ съ достаточной подробностью разработать соотвѣтствующій отдѣлъ. Необходимо однако дать хотя бы самый бѣглый очеркъ главнѣйшихъ составныхъ группъ планктона. Съ одной стороны, это облегчитъ читателю пониманіе систематическаго положенія упоминаемыхъ въ послѣдующихъ главахъ формъ, а съ другой, дастъ возможность самой первоначальной оріентировки тому, кто захотѣлъ бы самостоятельно познакомиться съ планктономъ какого-либо водоема.

Въ виду этого я и рѣшаюсь ввести въ предлагаемый очеркъ соотвѣтствующую главу, заранее извиняясь передъ читателемъ за ея вынужденную конспективность ¹⁾).

¹⁾ Отдѣльныя систематическія группы очерчены здѣсь очень непропорціонально. Такая непропорціональность имѣетъ свои причины. Чѣмъ большую роль играетъ та или иная группа въ планктонѣ, тѣмъ подробнѣе она описана. Точно также авторъ считалъ необходимымъ останавливаться на признакахъ легко наблюдаемыхъ, сразу бросающихся въ глаза, и оставилъ безъ разсмотрѣнія тѣ, открытіе которыхъ требуетъ спеціальнаго изслѣдованія.

1) БАКТЕРІИ.

Значеніе бактерій среди планктонныхъ организмовъ далеко не вполне выяснено; во всякомъ случаѣ онѣ представляютъ обычный элементъ планктона. Несомнѣнно, онѣ играютъ большую роль въ общей экономіи водной среды, хотя по этому вопросу извѣстно еще очень мало. Во всякомъ случаѣ мы знаемъ, на примѣръ, что въ естественныхъ водахъ, какъ и въ почвѣ, встрѣчаются бактеріи, способныя усваивать свободный азотъ раствореннаго въ водѣ воздуха. Важность этого процесса ясна, если мы вспомнимъ, что значительное количество азота постоянно уходитъ въ воздухъ при явленіяхъ распада органическаго вещества; не будь этихъ азотоусвояющихъ бактерій, жизнь на землѣ подвергалась бы опасности «азотнаго голода». Въ прѣсноводномъ (какъ и въ морскомъ) планктонѣ удалось доказать присутствіе рода *Asotobacter*, который по большей части живетъ не самостоятельно, а въ слизи, окружающей тѣ или иныя планктонныя водоросли. Такимъ образомъ получаютъ взаимоотношенія, напоминающія симбіозъ азотоусвояющихъ бактерій съ бобовыми растеніями. Вообще бактеріи очень часто населяютъ слизь различныхъ водорослей, какъ это хорошо видно на прилагаемомъ рисункѣ (рис. 19, см. стр. 22).

Въ извѣстные періоды, въ связи съ состояніемъ водоема, тѣ или иныя бактеріи могутъ интенсивно размножаться и въ свою очередь вліять на дальнѣйшую жизнь водоема. Такъ, на примѣръ, при образованіи въ глубинахъ озера сѣроводорода, что случается довольно часто, въ изобиліи развиваются «сѣро-

бактеріи». Иногда наблюдается массовое отмирание синезеленыхъ водорослей, которыя лѣтомъ появляются въ поверхностныхъ слояхъ нѣкоторыхъ водоемовъ въ громадныхъ количествахъ. Вслѣдъ за ихъ гибелью въ тѣхъ же слояхъ чрезвычайно размножаются гнилостныя бактеріи, ускоряющія процессы

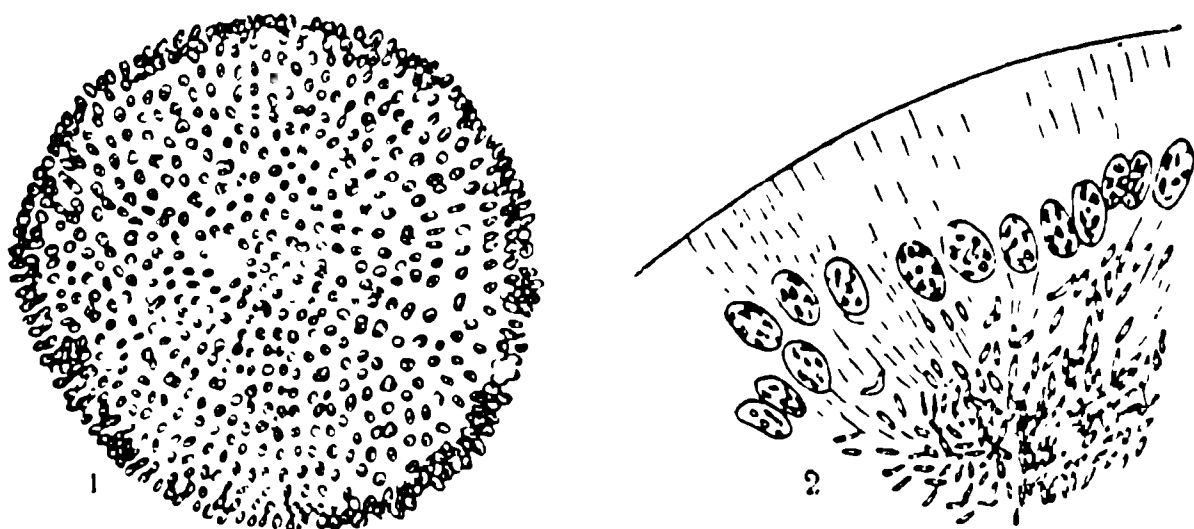


Рис. 19. *Gomphosphaeria naegelianae* Lemm.
1) Общій видъ; 2) слизъ и включенныя въ нее бактеріи.
(по Бахманну, изъ Штейера).

разложенія. Съ одной стороны, онѣ, конечно, способствуютъ болѣе скорому освобожденію водоема отъ массы мертвыхъ организмовъ, съ другой,—быстро идущее гніеніе поглощаетъ весь кислородъ изъ верхнихъ слоевъ воды. Въ результатъ возможенъ «заморъ», который отразится и на столь крупныхъ организмахъ, какъ рыбы.

Въ планктонѣ присутствуютъ также бактеріи, способствующія распаденію такого сравнительно устойчиваго соединенія, какъ хитинъ. Это доказано, по крайней мѣрѣ, для морского планктона. Бенеке приготовлялъ изъ панцрей морскихъ рачковъ чистый препаратъ хитина (вмѣстѣ съ растворомъ извѣстныхъ минеральныхъ солей) и заражалъ его нѣкоторымъ

количествомъ планктона. Разложеніе хитина при этомъ шло весьма быстро. Такъ какъ въ планктонѣ постоянно присутствуетъ большое количество хитиновыхъ панцирей отмершихъ организмовъ, то этотъ процессъ имѣетъ важное значеніе для общей экономіи водоема.

Иногда сильное развитіе бактерій можетъ вызвать ту или иную окраску воды; подобнаго происхожденія такъ называемыя «красныя моря», въ прѣсныхъ водахъ также могутъ наблюдаться явленія этого рода. Красная окраска водъ вызывается *Chromatium Okeni*. *Cohnia roseo-persicina* покрываетъ красными хлопьями гниющіе остатки растений, скопляющіеся на днѣ многихъ водоемовъ; движенія волнъ могутъ поднять бактерій вверхъ, и тогда вода принимаетъ красновато-фіолетовый цвѣтъ.

Наконецъ, количество находящихся въ водѣ бактерій можетъ имѣть большое значеніе въ томъ случаѣ, когда мы имѣемъ дѣло съ загрязненіемъ водъ и намъ надо или выяснить степень этого загрязненія, или, наоборотъ, узнать, насколько за извѣстное время вода успѣла очиститься путемъ «естественнаго самоочищенія». Изслѣдованія такого характера ведутся за послѣднее время довольно интенсивно и въ Россіи—въ связи съ проведеніемъ водопроводовъ и съ вопросомъ о вліяніи городскихъ стоковъ на загрязненіе рѣкъ.

2) Г Р И Б Ы.

Эта группа растений также присутствуетъ въ планктонѣ, хотя и въ небольшомъ числѣ представителей. Здѣсь надо отмѣтить, во первыхъ, тѣ формы, которыя являются паразитами планктонныхъ организмовъ;

такъ, на примѣръ, на планктонной діатомѣ *Melosira* паразитируетъ крошечный грибокъ изъ рода *Phlyctidium*. Другіе же грибы входятъ въ составъ планктона въ томъ случаѣ, когда вода даннаго водоема содержитъ большое количество разлагающихся веществъ, которыя служатъ для питанія грибка. По количеству одного изъ нихъ — *Sphaerotilus natans* — практики судятъ о степени загрязненности воды растворенными органическими веществами.

Своеобразный характеръ имѣетъ грибокъ *Phlyctidium pollinis*, обитающій на занесенныхъ вѣтромъ въ воду пыльцевыхъ зернышкахъ сосны, которыя въ весеннее время представляютъ въ нѣкоторыхъ озерахъ важнѣйшую (въ количественномъ отношеніи) составную часть поверхностнаго планктона.

3) СИНЕЗЕЛЕНЫЯ ВОДОРОСЛИ.

Представители этой группы въ большинствѣ случаевъ сразу отличаются отъ зеленыхъ водорослей по характерной синевато-зеленой окраскѣ, иногда доходящей, впрочемъ, до почти чернаго тона. Клѣтки ихъ содержатъ кромѣ хлорофилла еще нѣкоторые пигменты, главнымъ образомъ «фикоціаны», отличающіеся отъ другихъ легкой растворимостью въ водѣ. По своей организаціи синезеленые водоросли оказываются, повидимому, наиболѣе близкими къ бактеріямъ; въ ихъ клѣткахъ до сихъ поръ не удалось доказать присутствія обособленнаго ядра. По воззрѣніямъ Фишера, середина клѣтокъ этихъ водорослей занята особымъ «центральный тѣломъ», въ которомъ въ видѣ отдѣльныхъ зеренъ разбросаны нуклеиновые (ядерныя) вещества, здѣсь же находятся и

запасы питательныхъ веществъ. Послѣднія представлены двумя углеводами,—вопервыхъ, растворимымъ въ водѣ гликогеномъ (столь обыкновеннымъ для живственныхъ организмовъ), а, вовторыхъ, «анабеиномъ», въ водѣ не растворяющимся. Центральное тѣло окружено со всѣхъ сторонъ мощнымъ хроматофоромъ, который въ свою очередь одѣтъ тонкимъ слоемъ протоплазмы.

Клѣтки синезеленыхъ водорослей часто покрыты снаружи еще особыми дополнительными образованиями; таковы, напримѣръ, слизистыя оболочки, порою достигающія значительной толщины и несущія ясно выраженную слоистую структуру. Нитчатые формы могутъ быть окружены «влагалищами» разнаго химическаго состава, въ образованіи которыхъ большею частью играетъ важную роль клѣтчатка.

Размножаются синезеленые водоросли путемъ простого дѣленія, а также при посредствѣ споръ, носящихъ въ различныхъ случаяхъ разныя названія. У нитчатыхъ формъ встрѣчается еще размноженіе «гормогоніями», то-есть небольшими подвижными участками колоніи, которые покидаютъ влагалища и развиваются въ новыя нити.

Многія изъ этихъ водорослей представляются одноклѣтными, большинство же образуетъ колоніи разнаго типа. Клѣтки могутъ соединяться въ простыя или вѣтвистыя нити, или же образовывать шарообразныя, слизистыя тѣла. Послѣднія иногда состоятъ изъ болѣе или менѣе многочисленныхъ отдѣльныхъ клѣтокъ, погруженныхъ въ общую слизь, въ другихъ случаяхъ эти шары сформированы изъ нитей, лучисто расположенныхъ или клубкообразно запутанныхъ; такія колоніи часто достигаютъ довольно

значительной величины (нѣкоторыя формы рода *Nostoc* имѣютъ размѣры сливы).

Въ планктонѣ синезеленыя иногда появляются въ громадныхъ количествахъ и обуславливаютъ своимъ развитіемъ явленія цвѣтенія воды (въ другихъ случаяхъ цвѣтеніе можетъ возникать и благодаря инымъ организмамъ). Нѣсколько формъ изъ этого отряда



Рис. 20. *Anabaena ellipsoidea* Bol. (По Болохонцеву).

получили даже за эту способность спеціальныя видовыя названія. Таковы, напримѣръ, относящіяся къ семейству *Nostocaceae*: *Anabaena flos aquae*, колоніи которой состоятъ изъ болѣе или менѣе округлыхъ клѣтокъ, образующихъ сложную, неправильно запутанную нить ¹⁾, и *Aphanizomenon flos aquae*, съ

¹⁾ По характеру колоніи съ *An. flos aquae* очень сходна *An. ellipsoidea* Bol. (рис. 20), недавно описанная Болохонцевымъ для Ладожскаго озера. Другой планктонный видъ этого рода, *An. spiroidea*, имѣетъ нить, завитую правильной спиралью.

колоніями въ видѣ пучковъ многочисленныхъ, параллельно соединенныхъ нитей, состоящихъ въ свою очередь изъ продолговатыхъ клѣтокъ (рис. 21).

Кромѣ того цвѣтеніе можетъ обусловливаться комочками *Clathrocystis aeruginosa* (рис. 22), а иногда и крупными шарообразными колоніями *Gloeotrichia echinulata*, состоящими изъ радіально расположенныхъ нитей, заканчивающихся тонкими бичевидными

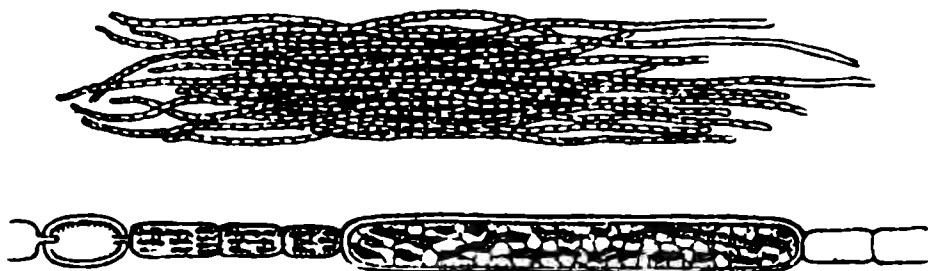


Рис. 21. *Aphanizomenon flos aquae* Ralfs. (По Калберляху, изъ Франсэ). Внизу отдѣльная нить при сильномъ увеличеніи.

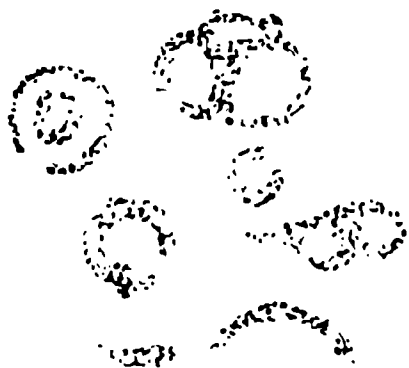


Рис. 22. *Clathrocystis aeruginosa* Kütz. (По Кирхнеру, изъ Штейера).

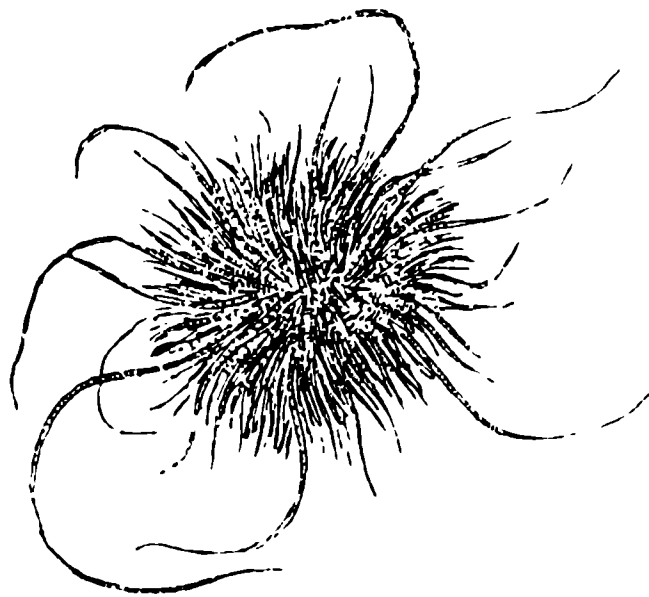


Рис. 23. *Gloeotrichia echinulata* Richt. (По Цахариасу).

волосками (рис. 23). Наконецъ, и еще нѣкоторые другіе виды синезеленыхъ способны вызывать это явленіе.

Среди синезеленыхъ водорослей хорошо извѣстна *Oscillatoria*; нити ея способны къ страннымъ скользящимъ движеніямъ, механизмъ которыхъ для насъ еще не вполне понятенъ. Различные виды этого рода являются хорошими показателями болѣе или менѣе значительныхъ степеней загрязненія воды; иногда они способны также вызывать цвѣтеніе. Впрочемъ, появленіе осциллярій въ планктонѣ чаще всего является результатомъ всплыванія ихъ со дна.

4) ЗЕЛЕНАЯ ВОДОРОСЛИ ¹⁾.

Въ отличіе отъ синезеленыхъ клѣтки зеленыхъ водорослей построены типично и имѣютъ хорошо выраженные ядра, которыя, однако, по своему строенію значительно отличаются въ разныхъ группахъ водорослей. Оболочка обыкновенно состоитъ изъ клѣтчатки, довольно часто способна къ ослизненію. Клѣтки содержатъ большое количество клѣточного сока. Зеленый пигментъ—хлорофиллъ—заключается внутри хроматофоровъ, могущихъ имѣть чрезвычайно разнообразную форму и способныхъ размножаться дѣленіемъ. Въ качествѣ запасныхъ веществъ отлагается масло или крахмаль. Послѣдній обычно концентрируется около особыхъ бѣлковыхъ тѣлъ, расположенныхъ въ хроматофорахъ и носящихъ названіе пиреноидовъ.

Богаый видами порядокъ *Conjugatae* отличается отъ другихъ по способу полового размно-

¹⁾ Я не буду разсматривать здѣсь жгутиковыя формы, такъ какъ очень трудно провести границу между растительными и животными жгутиконосцами; позже мы займемся обѣими этими группами совмѣстно.

женія; послѣднее состоитъ въ сліяніи двухъ совершенно одинаково построенныхъ клѣтокъ, которыя лишены какихъ бы то ни было спеціальныхъ органовъ движенія. Въ результатъ образуется «зигота», соответствующая оплодотворенному яйцу. Два семейства этого порядка представлены нитчатыми формами, могущими попадать въ планктонъ только случайно (сюда относится между прочимъ всѣмъ извѣстная спирогира), зато третье семейство — *Desmidiaceae* — включаетъ въ себѣ многихъ представителей планктона. Клѣтки десмидіевыхъ всдорослей имѣютъ симметричное строеніе¹⁾, которое по большей части соединяется съ сложной и своеобразной скульптурой оболочки. Кромѣ скульптурныхъ украшеній обращаютъ на себя вниманіе расположенныя на оболочкѣ многочисленныя поры, служащія для выдѣленія слизи; послѣдняя можетъ образовываться въ большемъ количествѣ и порою одѣваетъ толстымъ слоемъ клѣтки десмидіевыхъ водорослей. Хроматофоры ихъ также построены очень сложно и представляютъ по большей части пластинки, снабженныя ребристыми выростами. Безполое размноженіе происходитъ путемъ дѣленія, причемъ каждая дочерняя клѣтка получаетъ половинку материнской оболочки. Половое размноженіе заключается въ копуляціи двухъ клѣтокъ. Планктонныя десмидіевыя отличаются отъ многочисленныхъ членовъ этого семейства, обитающихъ въ болотахъ и вообще ведущихъ донный образъ жизни, большей легкостью своего тѣла и болѣе богатымъ развитіемъ отростковъ (рис. 24) или иныхъ приспособленій для планктоннаго образа жизни.

¹⁾ Состоятъ изъ двухъ половинокъ.

Количество этихъ водорослей не бываетъ особенно велико; десмидіевыя въ рѣдкихъ случаяхъ вызываютъ

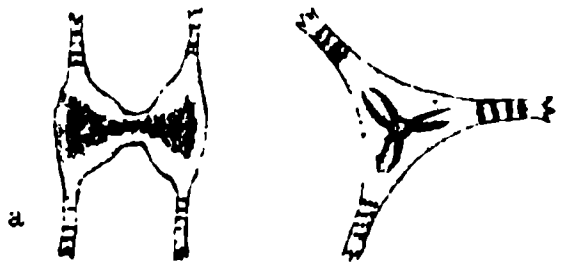


Рис. 24. *Staurastrum gracile* Ralfs. (По Цаха-
ріасу). а—видъ сбоку, б—видъ
сверху.

цвѣтеніе водоемовъ. По большей части онъ встрѣчаются разрозненными экземплярами среди организмовъ иныхъ систематическихъ группъ.

Другой обширный порядокъ протоккокковыхъ водорослей также имѣетъ своихъ представителей въ планктонѣ. Особенно часты колониальныя формы, между прочимъ многочисленные виды рода *Pediastrum* (семейство *Hydrodictyaceae*). Колоніи послѣдняго состоятъ изъ многогранныхъ клѣтокъ, расположенныхъ въ одной плоскости; такимъ образомъ получается хорошо приспособленная для плаванія пластинка (см. выше микрофотографію Болохонцева, рис. 5). Поверхность послѣдней увеличивается еще тѣмъ,

что краевыя клѣтки образуютъ рогообразныя отростки большаго или меньшаго размѣра. Когда наступаетъ бесполое размноженіе, то

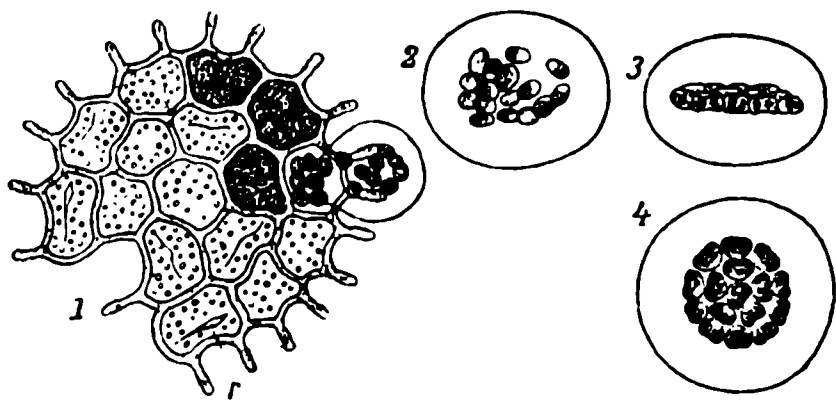


Рис. 25. Бесполое размноженіе колоніи *Pediastrum granulatum*. Malch. (По Ольтманнсу, изъ Арнольди).

содержимое каждой клѣтки распадается на цѣлый рядъ отдѣльныхъ подвижныхъ клѣтокъ (зооспоры), которыя всѣ вмѣстѣ покидаютъ материнскую обо-

лочку и слагаются въ новую дочернюю колонію (см. рис. 25). Послѣ образованія ряда бесполовыхъ поколѣній въ клѣткахъ развиваются половые продукты въ видѣ подвижныхъ, снабженныхъ жгутиками гаметъ, которыя также покидаютъ оболочки материнскихъ клѣтокъ и послѣ копуляціи образуютъ «зиготу». Благодаря указаннымъ процессамъ размноженія мы часто встрѣчаемъ колоніи *Pediastrum*, часть клѣтокъ которыхъ опустѣла.

Точно также при посредствѣ зооспоръ размножаются одноклѣтныя водоросли изъ семейства *Protocossaceae*. Сюда принадлежитъ извѣстная округлая форма *Protococcus*. Семейство *Pleurocossaceae*, очень сходное съ предшествующимъ по внѣшнему виду, утратило однако способность образовывать зооспоры. Хотя большая часть представителей его не принадлежитъ къ числу свободно живущихъ формъ, все же нѣкоторыя изъ нихъ играютъ бѣольшую или меньшую роль въ планктонѣ. Такова, на примѣръ, водоросль *Scenedesmus* (рис. 26), клѣтки которой соединены по четыре (а иногда и болѣе) въ рядъ; она, также какъ и *Protococcus*, порою вызываетъ своимъ размноженіемъ ярко зеленую окраску прудовъ и другихъ небольшихъ водоемовъ. Къ этой формѣ близокъ *Raphidium*, который можетъ встрѣчаться и одиночными клѣтками, имѣющими видъ очень тонкихъ серповъ.

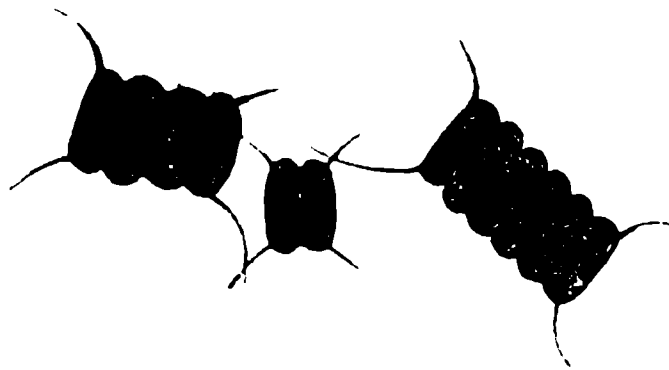


Рис. 26. *Scenedesmus quadricauda* Breb. (По Зенфту).

Изъ числа видовъ, живущихъ въ сожителствѣ съ другими организмами, надо указать на *Zoochlorella*; ея клѣтки встрѣчаются внутри тѣла многихъ водныхъ животныхъ и часто придаютъ имъ интенсивно зеленую окраску (рис. 27). Взаимоотношенія между этой водо-

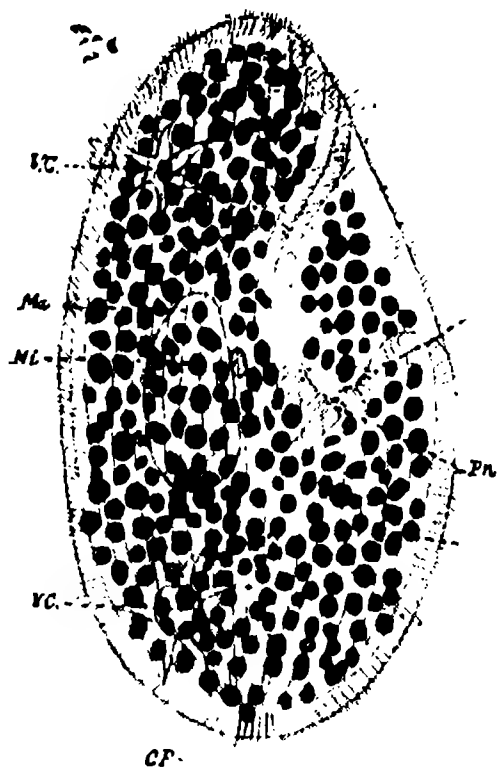


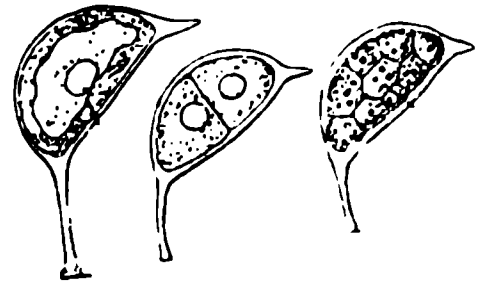
Рис. 27. Зоохлорелли въ *Paramecium bursaria* Ehbr. (По Ж. Ру).

рослю и ея хозяиномъ настолько тѣсны, что въ теченіе довольно долгаго времени ее не считали самостоятельнымъ организмомъ; предполагалось, что это особые органы животного—хозяина. Только послѣ того, какъ удались опыты отдѣленія водоросли отъ животного и самостоятельнаго ея культивированія, такое толкованіе стало невозможнымъ. Отношенія между двумя стоящими въ связи организмами симбіотическія: водоросль пользуется образующейся въ тканяхъ животного углекислотой,

даровой квартирой и переносится хозяиномъ въ болѣе удобныя для жизни мѣста, животное же получаетъ отъ водоросли часть запасенныхъ ею питательныхъ веществъ, а также можетъ непосредственно пользоваться выделяемымъ ею кислородомъ.

Есть еще много формъ зеленыхъ водорослей, ведущихъ донный и сидячій образъ жизни; сами онѣ въ планктонѣ могутъ встрѣтиться только какъ случайный элементъ, но нѣкоторыя стадіи ихъ размноженія, напримѣръ, зооспоры, постоянно попадаютъ въ числѣ организмовъ планктона. Иногда, распола-

гаясь на тѣлѣ настоящихъ планктонныхъ организмовъ, такія сидячія формы принимаютъ характеръ пассивнопланктонныхъ. Такова, на примѣръ, водоросль *Characium* (*Protococcaceae*) (рис. 28), которая можетъ сплошнымъ зеленымъ налетомъ покрывать тѣло какого-нибудь рачка.



Весьма вѣроятно, что зеленые водоросли, какъ и нѣко-

торыя изъ послѣдующихъ систематическихъ группъ (напримѣръ, діатомеи), окажутся въ лицѣ своихъ особенно мелкихъ представителей гораздо болѣе распространенными, чѣмъ мы это думали до сихъ поръ. На это указываютъ новыя изслѣдованія такъ называемаго «центробѣжнаго планктона» («Zentrifugen—Plankton»), т.-е. мельчайшихъ элементовъ планктона, о чемъ будетъ рѣчь ниже.

Рис. 28. *Characium Sieboldii*. (Изъ Арнольди, по Ольтманнсу).

По отношенію къ зеленымъ водорослямъ совершенно особнякомъ стоятъ озера Норвегіи; ихъ цвѣтеніе часто обусловливается зеленой водорослью *Botryococcus braunii*, и вообще роль этой группы растений въ ихъ планктонѣ настолько велика, что нѣкоторые изслѣдователи предлагаютъ дать озерамъ такого типа названіе «Chlorophyceen-Seen».

5) ДІАТОМЕИ.

Діатомеи легко отличаются отъ всѣхъ другихъ водорослей по ихъ изящнымъ кремневымъ панцырямъ (рис. 29). Послѣдніе образованы двумя половинками (створками), одна изъ которыхъ покрываетъ другую, какъ крышка коробку (рис. 30).

Заходящіе другъ за друга края створокъ носятъ названіе пояска. Иногда можетъ образоваться и еще нѣсколько дополнительныхъ пластинокъ. Обыкновенно вдоль средней линіи створки, не всегда симметрично, проходитъ тонкій «шовъ», представляющій собою довольно сложную систему щелей. Створки часто пронизаны особыми порами

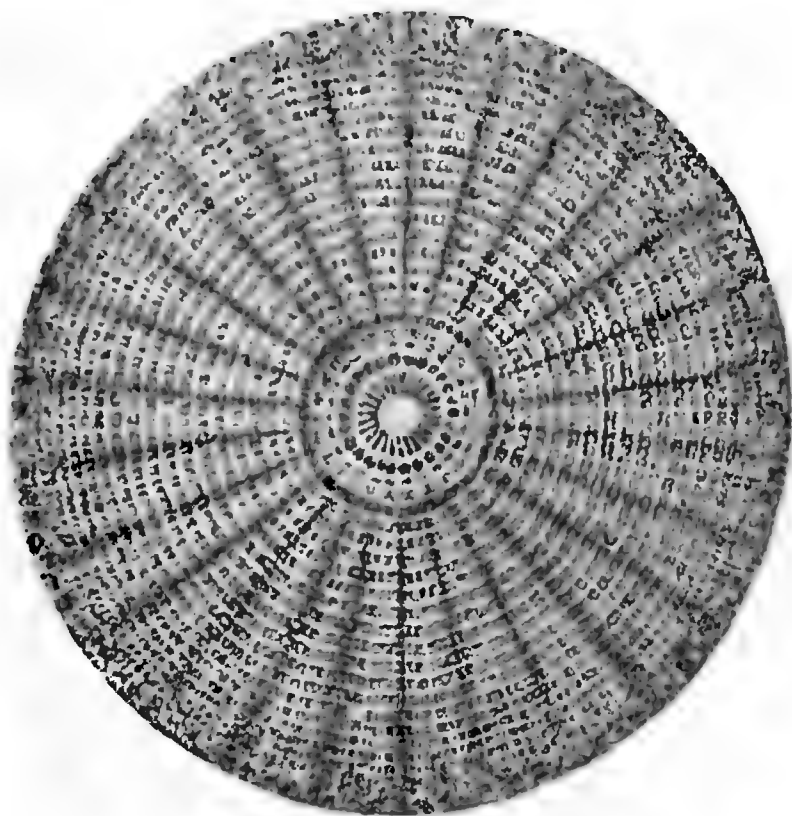


Рис. 29. *Arachnodiscus Ehrenbergii* (по микрофот. Рейхельта).

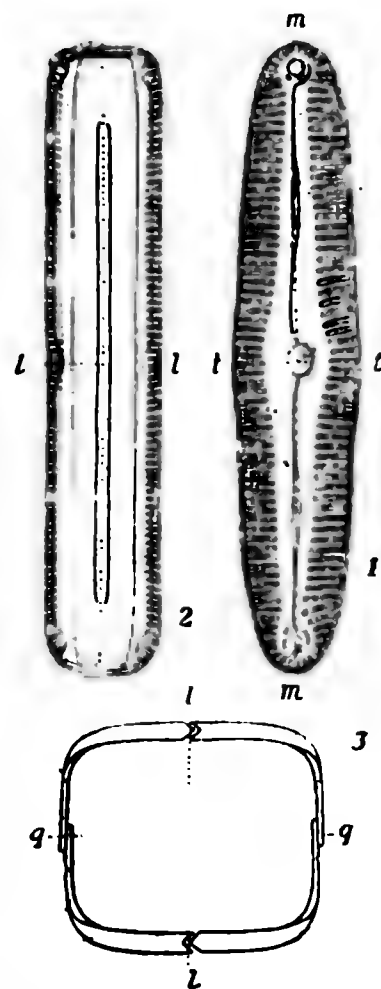


Рис. 30. *Pinnularia viridis* W. Sm. (По Ольтманнсу, изъ Арнольди). 1) Со створки, 2)—съ пояска, 3) — разрѣзъ. Обозн.: qq—поперечная ось, ll—продольная ось, mm—шовъ.

и несутъ тонкую структуру, состоящую въ нѣжной штриховатости, или же ячеистую, или точечную. Оболочки діатомей настолько прочны, что прекрасно сохраняются въ ископаемомъ состояніи и въ такомъ видѣ очень легко могутъ быть опредѣлены. Во многихъ пунктахъ земного шара мы находимъ мощные пласты отложеній, образованныхъ исключительно изъ

діатомей. Внутри оболочки діатомей лежитъ ея клѣточное тѣло, заключающее въ себѣ бурый хроматофоръ. Форма послѣдняго можетъ быть чрезвычайно разнообразна, его окраска зависитъ отъ спеціальнаго пигмента—феофилла.

Очень многимъ діатомеямъ свойственна способность къ движенію, характеръ котораго остается болѣе или менѣе загадочнымъ и въ настоящее время. По большей части клѣтки діатомей плавно скользятъ въ водѣ, но нѣкоторыя формы движутся неравномерно—толчками. Причина движенія заключается, повидимому, въ треніи о воду частицъ протоплазмы, приходящихъ въ соприкосновеніе съ водой во время сильнаго винтового движенія, которое протоплазма совершаетъ по щелямъ шва.

У діатомей существуетъ два способа размноженія—безполый и половой. При первомъ происходитъ дѣленіе клѣтки, протекающее нѣсколько своеобразно въ виду присутствія кремневой оболочки. Въ результатѣ каждая дочерняя особь получаетъ одну створку отъ материнской клѣтки, а другую образуетъ вновь. Половой процессъ представляетъ соединеніе двухъ одинаковыхъ клѣтокъ, въ общемъ схожее съ таковымъ же соединеніемъ у конъюгаты, почему діатомей иногда и сближаютъ съ послѣдними. Въ результатѣ копуляціи образуется одна или двѣ «ауксоспоры». Послѣднія способны нѣкоторое время расти, не покрываясь оболочкой. Такое ихъ свойство представляется особенно важнымъ въ виду того, что молодыя, только что образовавшіяся путемъ дѣленія, клѣтки діатомей вслѣдствіе твердости оболочекъ не могутъ расти и такимъ образомъ съ каждымъ дѣленіемъ ве-

личина ихъ уменьшается. При посредствѣ ауксоспоръ вновь возстановляются нормальные размѣры клѣтки. У извѣстныхъ видовъ ауксоспоры могутъ возникать и безъ полового процесса изъ одиночныхъ клѣтокъ.

По своей внѣшней формѣ и строенію створокъ діатомей очень разнообразны и распадаются на много семействъ. Всѣхъ ихъ можно раздѣлить на двѣ группы: *Centricae*—со створками, имѣющими радіальное строение (шва нѣтъ), и *Pennatae*—съ двусимметричными створками. Примѣромъ радіальныхъ формъ могутъ служить *Cyclotella*, рѣдко образующая колоніи, и *Melosira*, клѣтки которой обычно связаны въ длинныя нити.

Двусимметричныя формы еще разнообразнѣе, чѣмъ лучистыя; достаточно упомянуть *Asterionella* (рис. 6), образующую звѣздчатыя колоніи, *Fragillaria* (рис. 7), съ клѣтками, связанными въ длинныя ленты, *Tabellaria*, колоніи которой имѣютъ различную форму въ зависимости отъ сезона, и т. д.

6) ЖГУТИКОНОСНЫЯ.

Жгутиконосныя представляютъ группу организмовъ, стоящую на границѣ растительнаго и животнаго царствъ. Среди нихъ есть типично животныя формы, заглатывающія твердыя пищевыя частицы (напримѣръ, бактерій), есть и типично растительныя, питающіяся при посредствѣ усвоенія углекислоты; есть, наконецъ, и такъ называемые сапрофиты, т.-е. организмы, требующіе для своего питанія сложныхъ веществъ, получающихся при процессахъ органическаго распада. Какъ ни поразительно присутствіе въ предѣлахъ одной систематической группы существъ,

столь различныхъ по своимъ физиологическимъ от-
правленіямъ, однако еще болѣе интересной пред-
ставляется способность одного и того же организма ради-
кальнымъ образомъ мѣнять характеръ своего питанія
въ зависимости отъ окружаю-
щихъ условій. Такой примѣръ
мы найдемъ въ порядкѣ евгле-
новыхъ. Извѣстный представи-
тель его—евглена (рис. 31)—при
жизни въ чистыхъ водахъ и при
достаточномъ доступѣ свѣта пи-
тается, какъ всякое зеленое ра-
стеніе, при посредствѣ хлоро-
филла; если же мы помѣстимъ
евглену въ условія плохого освѣ-
щенія или въ полную темноту,
и притомъ въ воду, богатую раз-
лагающимися органическими ве-
ществами, то она можетъ поте-
рять свою окраску и перейти
на сапрофитное питаніе. Относя-
щаяся къ тому же порядку без-
цвѣтная форма *Urceolus* питается
по животному типу — твердыми
пищевыми частицами. Наконецъ,
у *Ochromonas mutabilis*, имѣю-
щей типичные хроматофоры, на-
блюдалось въ то же время за-
хватываніе твердыхъ частицъ (рис. 32).

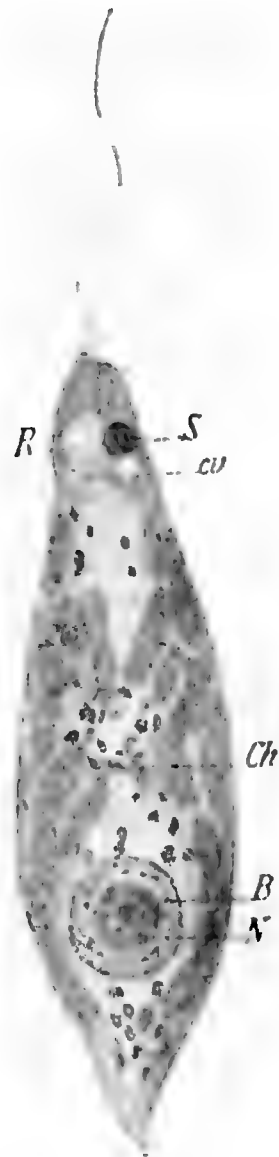


Рис. 31. *Euglena vi-
ridis* Ehrb. N ядро, B
кариозома, Ch хрсмато-
форы, cv сократитель-
ная вакуоль, R резер-
вуаръ, S стигма. (По
Дофлейну).

По многимъ морфологическимъ признакамъ жгу-
тиконосныя также представляютъ переходъ отъ расте-
ній къ животнымъ, но недостатокъ мѣста не позво-

ляетъ намъ долѣе останавливаться на этомъ вопросѣ. Укажу только на часто встрѣчающуюся способность къ переменѣ формы; такъ, напримѣръ, *Chloramoeba*



Рис. 32. *Ochromonas mutabilis*. (Изъ Арнольди, по Сенну).

можетъ по временамъ утрачивать не только столь характерный для жгутиконосныхъ жгутиковъ, но и зеленую окраску, и въ такомъ видѣ становится совершенно не отличимой отъ обыкновенной амебы. Напомню также, что различные водоросли при своемъ размноженіи обладаютъ способностью производить зооспоры, по внѣшности не отличимыя отъ зеленыхъ жгутиконосныхъ. Унгеръ, впервые наблюдавшій образование зооспоръ, былъ настолько пораженъ этимъ, что выразился слѣдующимъ образомъ: «мнѣ пришлось наблюдать растеніе въ моментъ его превращенія въ животное».

Тѣло жгутиконоснаго состоитъ изъ одной клѣтки (часто нѣкоторое количество такихъ клѣтокъ бываетъ соединено въ болѣе или менѣе тѣсную колонію); на переднемъ концѣ клѣтки находятся жгутики, которыхъ можетъ быть различное число,—обычно одинъ или два. Здѣсь же часто присутствуетъ яркое пигментное пятнышко—примитивный «глазокъ». Внутри клѣтки наблюдается сократимая вакуоль. У формъ, имѣющихъ растительное питаніе, присутствуютъ пропитанные пигментомъ хроматофоры. Въ томъ или иномъ видѣ отлагаются запасы питательныхъ веществъ. Рѣзкія колебанія жгутиковъ приводятъ всю клѣтку въ поступательное движеніе.

Порядокъ Volvocineae¹⁾.

Прежде всего надо остановиться на принадлежащемъ къ этому порядку семействѣ Chlamydomonadaceae, содержащемъ одноклѣтные организмы. Главный родъ этого семейства Chlamydomonas (рис. 33) очень распространенъ и является обычнымъ

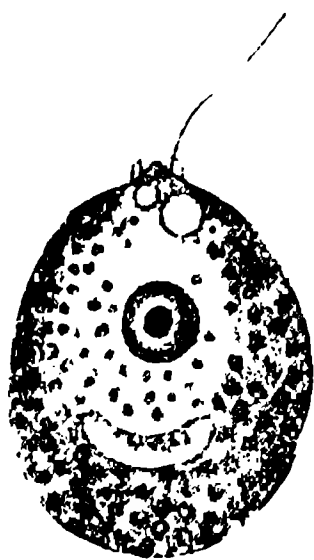


Рис. 33. Chlamydomonas Braunii Gorosch. (По Горожанкину).

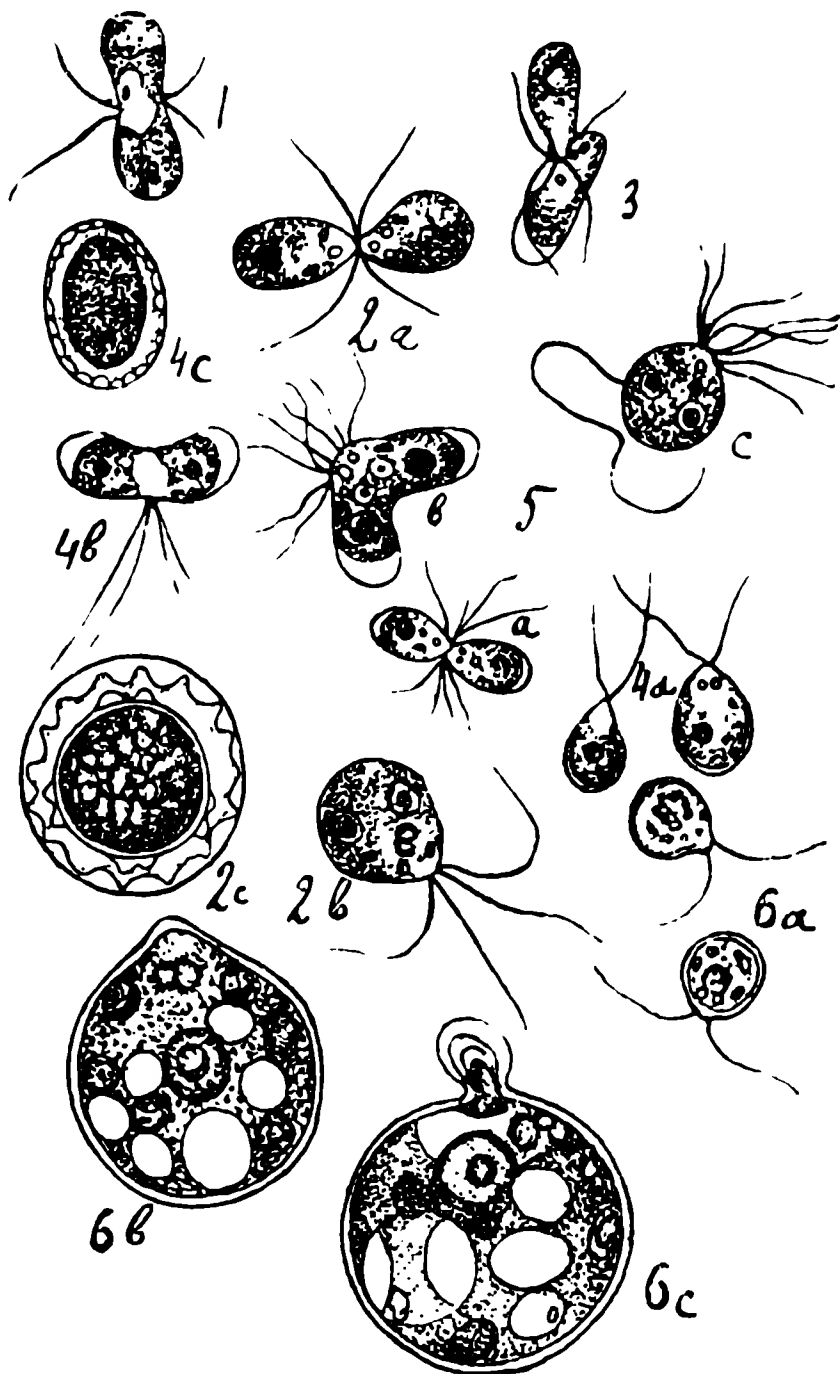


Рис. 34. Различныя формы полового процесса у Chlamydomonas 1) Chl. Reinhardi, 2) Chl. Perty, 3) Chl. reticulata, 4) Chl. Ehrenbergii, 5) Chl. multifilis и 6) Chl. coccifera. (По Горожанкину, изъ Арнольди).

членомъ планктона, но только не озеръ, а прудовъ и

¹⁾ Систематическія группы по Арнольди, «Введение въ изученіе низшихъ организмовъ», Харьковъ. 1908.

другихъ болѣе мелкихъ водоемовъ. Это подвижная форма; тѣло ея одѣто оболочкой, подъ которой лежитъ протоплазма, заключающая въ себѣ большой чашевидный хроматофоръ. Въ послѣднемъ около пиреноида наблюдаются отложенія крахмала. Размноженіе идетъ какъ безполымъ путемъ — посредствомъ образованія зооспоръ, такъ и половымъ. При послѣднемъ процессѣ мы находимъ значительныя различія у отдѣльныхъ видовъ рассматриваемаго рода. Здѣсь есть всѣ переходы отъ «изогаміи», т.-е. соединенія двухъ одинаковыхъ гаметъ, до рѣзко выраженной «анизогаміи», представляющейся въ видѣ слитія крупной женской клѣтки, соотвѣтствующей яйцу, и маленькой мужской, вполне отвѣчающей сперматозоиду (рис. 34).

Зигота, представляющая результатъ полового процесса, проводитъ нѣкоторый періодъ въ состояніи покоя. При этомъ ея содержимое пріобрѣтаетъ красный цвѣтъ вслѣдствіе образованія особаго пигмента — «гематохрома». При наступленіи какихъ-либо неблагоприятныхъ обстоятельствъ хламидомонады способны переходить въ такъ называемое «пальмеллевидное» состояніе. Жгутики ихъ исчезаютъ, клѣтки начинаютъ выдѣлять толстыя слизистыя оболочки, внутри которыхъ дѣлятся и каждая вновь образовавшаяся клѣточка покрывается въ свою очередь частной слизистой оболочкой. Послѣ того, какъ неблагоприятныя условія устранены (напримѣръ, застоявшаяся вода замѣнена свѣжей), хламидомонады вновь пріобрѣтаютъ нормальный видъ.

Еще обильнѣе въ планктонѣ (также, главнымъ образомъ, небольшихъ водоемовъ) представители се-

мейства Volvocaceae, состоящего изъ колониальныхъ формъ. Строение отдѣльныхъ особей въ общемъ похоже на таковое же у хламидомонадъ, но способы соединения въ колоніи весьма разнообразны. Колоніи *Gonium* представляютъ однослойныя таблички (рис. 35). Шаровидная колонія *Eudorina* содержитъ 16—32 округлыхъ клѣтки, погруженныхъ въ общую студенистую массу (рис. 36). Последняя пронизана

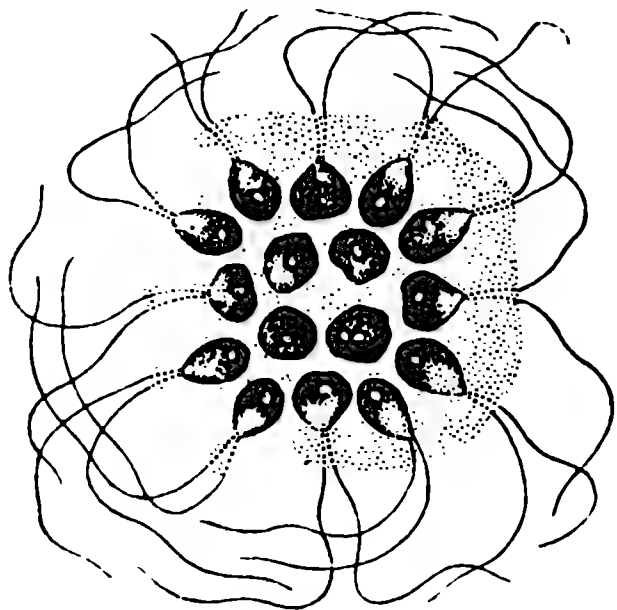


Рис. 35. *Gonium pectinale* Muell. (По Калберлаху, изъ Франсэ).

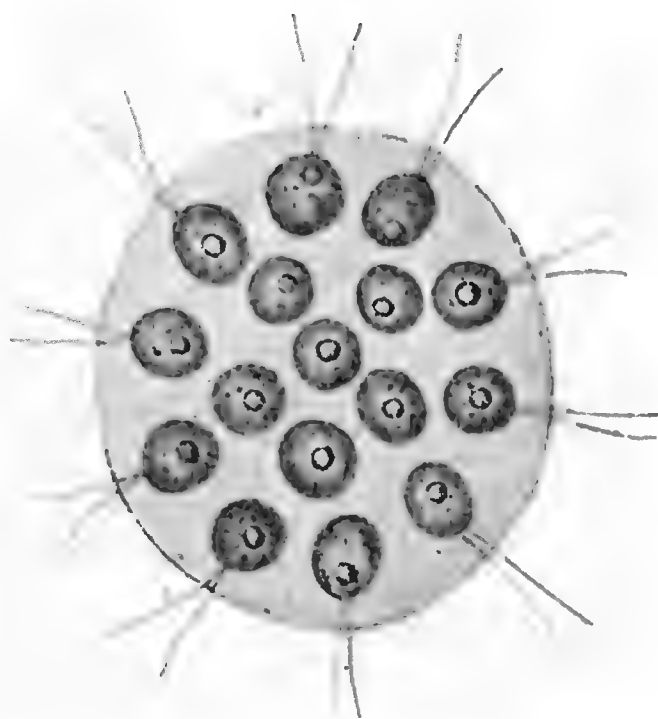


Рис. 36. *Eudorina elegans* Ehrb. (По Мецу).

тонкими парными канальцами, служащими для выхода жгутовъ отъ каждой клѣтки. При безполомъ размноженіи каждая особь дѣлится на 16—32 клѣтки¹⁾, послѣ чего материнская слизь разрушается и дочернія колоніи расходятся. При половомъ процессѣ всякая клѣтка колоніи способна дать половые продукты.

¹⁾ При чемъ проходитъ «гоническую» стадію, очень сходную съ вышеописанной формой *Gonium*.

Характерно, что при этомъ однѣ колоніи образуютъ исключительно женскіе продукты, а другія—мужскіе. Такимъ образомъ этотъ организмъ можно назвать двудомнымъ. При наступленіи полового процесса часть колоній теряетъ свою подвижность, ихъ клѣтки пріобрѣтаютъ темно-зеленый оттѣнокъ и въ нихъ откладывается большое количество питательныхъ запасовъ. Въ то же время другія колоніи продолжаютъ двигаться, ихъ клѣтки многократно дѣлятся и образуютъ длинныя желтоватыя тѣльца, снабженныя двумя жгутиками и играющія роль сперматозоидовъ. Послѣдніе и оплодотворяютъ неподвижныя клѣтки колоній перваго типа.



Рис. 37. *Pandorina morphum* Bari (По Мецу).

Вторая, также очень частая, форма этого семейства — *Pandorina* — отличается съ перваго взгляда по конфигураціи клѣтокъ, образующихъ колонію (рис. 37). Такъ какъ клѣтки ея лежатъ очень тѣсно, то онѣ давятъ другъ на друга и получаютъ неправильную, угловатую форму. Половые элементы этого жгутиконоснаго не имѣютъ такой дифференцировки, какъ у *Eudorina*.

Наиболѣе сложнымъ по своей организаціи представителемъ разсматриваемаго семейства является *Volvox*. Его колоніи содержатъ очень много клѣтокъ (до 22000). Послѣднія соединяются другъ съ другомъ тончайшими протоплазматическими отростками. Кромѣ того эти клѣтки оказываются дифференцированными, чего мы не видѣли у предшествующихъ родовъ. Тамъ при половомъ размноженіи каждая

клетка можетъ дать половые продукты, здѣсь же только опредѣленные, очень немногочисленные клетки способны образовывать яйца и сперматозоиды. Точно также и при безполомъ размноженіи только немногія клетки развиваются въ дочернія колоніи (рис. 38). Эта форма часто обуславливаетъ «цвѣтеніе» мелкихъ водоемовъ. Зимнее время *Volvox* обыкновенно проводитъ въ покоемъ состояніи въ видѣ «зиготъ».

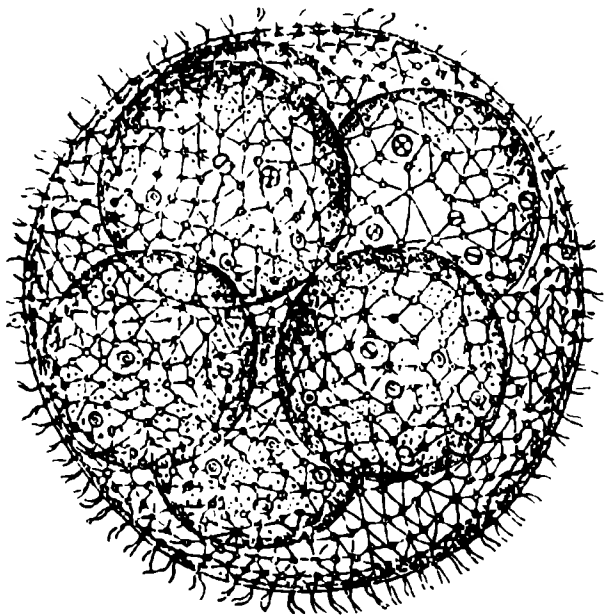


Рис. 38. *Volvox aureus*. Безполая колонія съ дочерними шарами. (По Клейну).

Порядокъ *Euglenoideae*.

Сюда относится одно семейство зеленыхъ формъ—*Euglenaceae* и два—безцвѣтныхъ. Представителемъ перваго служитъ *Euglena*, изображеніе которой помѣщено выше (рис. 31). Ея удлиненное тѣло способно къ значительному измѣненію своей формы (такъ называемое «метаболическое» движеніе). Жгутикъ одинъ, выходящій изъ особой воронки на переднемъ концѣ тѣла. Позади него маленькое пигментное пятнышко—глазокъ.

Сократительныя вакуоли образуютъ довольно сложную систему. Хроматофоры у разныхъ видовъ евгленъ различны по формѣ (пластинки или ленты), а у нѣкоторыхъ другихъ представителей этого семейства принимаютъ даже форму отдѣльныхъ зеренъ. Пире

ноидъ помѣщается то внѣ хроматофора, то внутри него; вокругъ пиреноида, а также самостоятельно въ протоплазмѣ, отлагаются запасы питательныхъ веществъ, однако не въ видѣ крахмала, а въ видѣ особаго вещества «парамила», отличающагося отъ крахмала по своимъ реакціямъ. Размножается евглена дѣленіемъ, причемъ передъ наступленіемъ этого процесса утрачиваетъ жгутикъ и одѣвается слизистой оболочкой. Она способна давать покоящіяся стадіи въ видѣ цистъ или пальмеллевидныхъ образованій.

Евглены распространены въ небольшихъ водоемахъ, начиная отъ самыхъ мелкихъ и загрязненныхъ лужъ. Часто онѣ попадаются и среди прудового планктона.

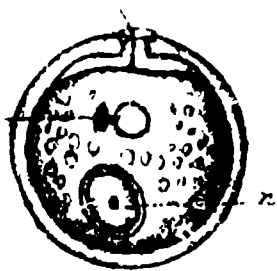


Рис. 39. *Trachelomonas volvocina* Ehrb. (По Штейну).

Одинъ изъ видовъ этого рода—*Euglena sanguinea*—развивается въ своемъ тѣлѣ, наряду съ хлорофилломъ, большое количество кроваво-краснаго пигмента—гематохрома. Такъ какъ эта красная евглена иногда появляется въ массахъ, то воды, населенныя ею, могутъ принимать яр-

кую окраску, приведшую къ созданію различныхъ легендъ о «кровавой водѣ»¹⁾.

Нѣкоторые, живущіе въ подобныхъ же условіяхъ, представители этого семейства образуютъ вокругъ своего, остающагося метаболическимъ, тѣла неизмѣнную

¹⁾ Подобная же окраска свойственна жгутиконосному *Astasia haematoides*. Былъ описанъ случай столь значительнаго массоваго развитія ея въ одномъ изъ рыбоводныхъ прудовъ, что вода покрылась сплошной пленкой, окрашенной при солнечномъ освѣщеніи въ киноварно-красный цвѣтъ, а послѣ захода солнца принимавшей зеленый оттѣнокъ.

по формѣ (но очень разнообразную у разныхъ видовъ) скорлупку, которая часто бываетъ пропитана окисью желѣза. На рисункѣ 39 изображена *Trachelomonas volvocina*, одна изъ наиболѣе обычныхъ формъ этой группы.

Безцвѣтныя семейства разсматриваемаго порядка не играютъ въ планктонѣ замѣтной роли, почему ихъ описаніе я опускаю.

Порядокъ *Chrysomonadineae*.

Формы, принадлежащія къ этому порядку, въ большинствѣ случаевъ легко отличаются отъ другихъ прѣсноводныхъ жгутиковыхъ организмовъ благодаря золотисто-желтой окраскѣ хроматофоровъ. Этотъ пигментъ—хризохромъ—во многомъ сходенъ съ пигментомъ діатомовыхъ водорослей, имѣющимъ тотъ же оттѣнокъ. На переднемъ концѣ хроматофоровъ расположены глазки. Схема сократительныхъ вакуолей та же, что у евгленъ. Роль хризохромовыхъ въ планктонѣ гораздо значительнѣе, чѣмъ евгленовыхъ; такъ, на примѣръ, *Dinobryon* часто составляетъ главную массу планктонныхъ лововъ и не только въ небольшихъ водоемахъ, но и въ озерахъ. Апштейнъ даже сдѣлалъ попытку выдѣлить для Средней Европы группу «динобріевыхъ» озеръ; хотя позже и оказалось, что такая классификація можетъ имѣть только узко мѣстное значеніе, тѣмъ не менѣе самый фактъ возникновенія ея указываетъ на большое значеніе *Dinobryon* въ планктонѣ.

Dinobryon (рис. 40) образуетъ колоніи въ видѣ деревца. Одноклѣтныя особи сидятъ въ спеціальныхъ бокалообразныхъ чашечкахъ, которыми заканчива-

ются вѣточки колоніи. Чашечки далеко не цѣликомъ выполнены тѣломъ клѣтки. Въ послѣдней лежатъ два золотисто-желтыхъ хроматофора, глазокъ и пульсирующія вакуоли. Впереди—два жгутика неравной

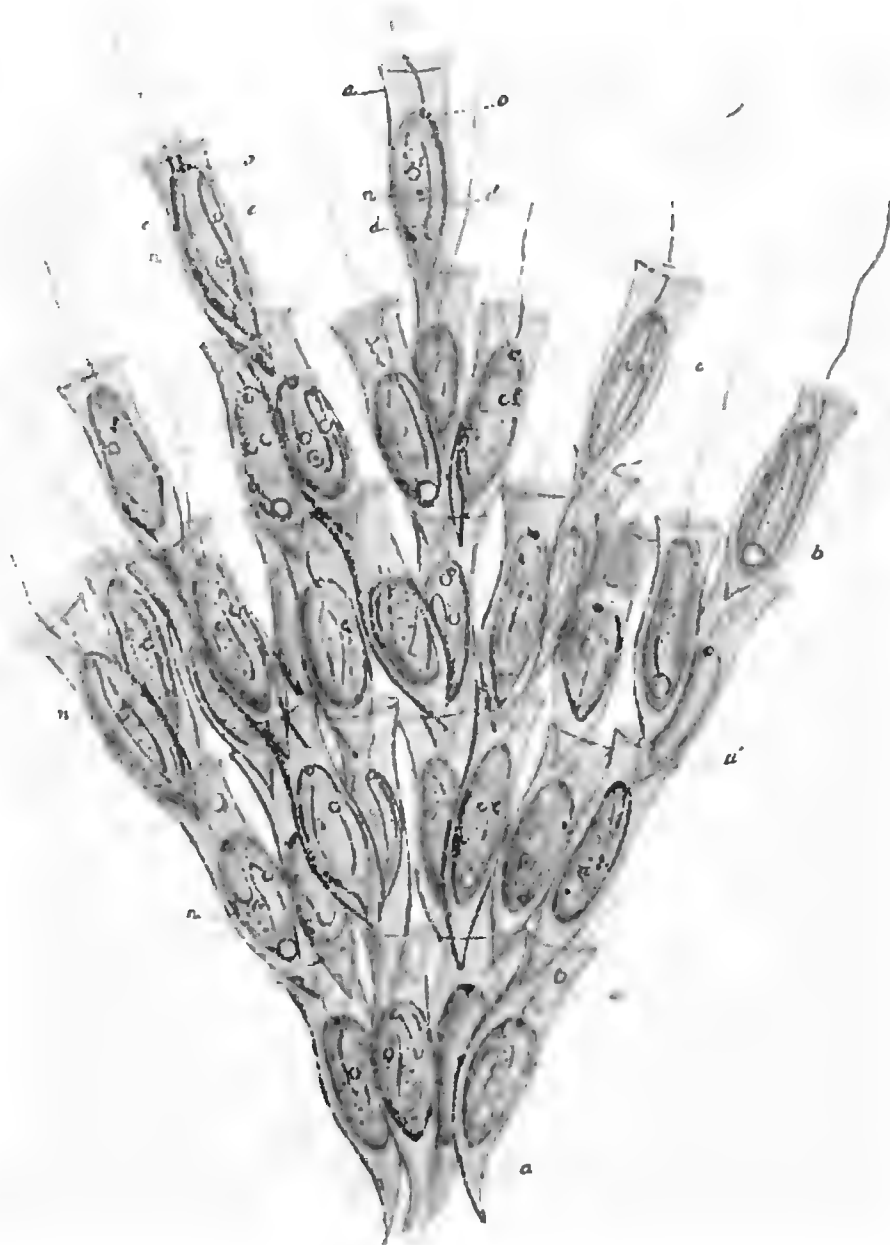


Рис. 40. *Dinobryon sertularia* Ehrb. (По Штейну)

величины. При бесполомъ размноженіи отдѣлившаяся половинка клѣтки поселяется на краю материнской чашечки и здѣсь выдѣляетъ для себя новую.

Любопытно, что нѣкоторыя изъ хризомонадъ (напр., упомянутая выше *Ochromonas mutabilis*) обла-

даютъ способностью питаться путемъ поглощенія твердыхъ пищевыхъ частицъ, т.-е. по животному типу.

Изъ числа колониальныхъ формъ надо указать еще на *Synura uvella*, образующую шаровидныя колоніи съ радіально расположенными особями (рис. 41).

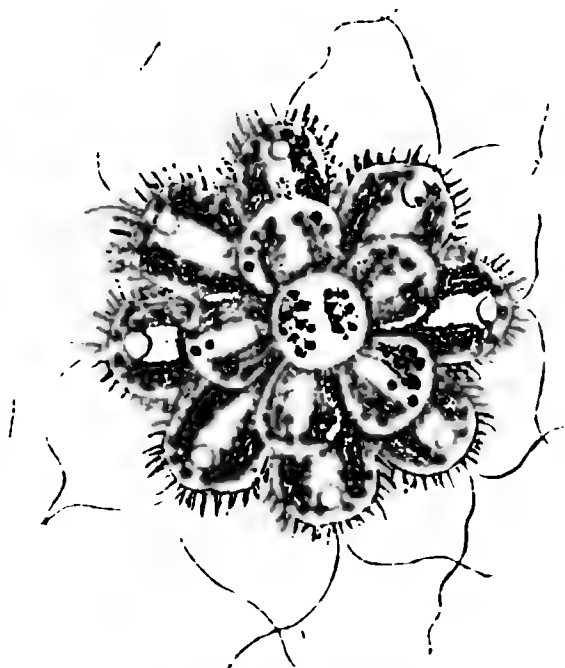


Рис. 41. *Synura uvella* Ehrb.
(По Штейну).

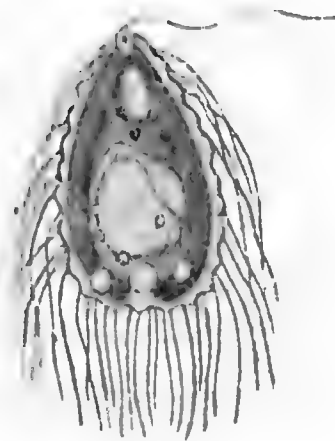


Рис. 42. *Mallomonas ploesslii*
Ferty. (По Клебсу изъ
Меца).

Оболочки клѣтокъ покрыты мелкими шипами. *Synura uvella* чаще всего встрѣчается въ небольшихъ водоемахъ, содержащихъ замѣтное количество торфяныхъ (гуминовыхъ) веществъ.

Изъ одноклѣтныхъ хризомонадъ наиболѣе частымъ и важнымъ составнымъ элементомъ озернаго планктона является *Mallomonas*, которая имѣетъ только одинъ жгутикъ (рис. 42). Ея оболочка покрыта мелкими пластинками, черепичато налегающими другъ на друга и несущими на своей поверхности длинныя, пропитанные кремнеземомъ шипы ¹⁾).

¹⁾ Половое размноженіе евгленидъ и хризомонадъ происходитъ путемъ соединенія гаметъ, т.-е. по тому же способу, какъ и у *Volvocaceae*.

Порядокъ Peridineae.

Peridineae представляютъ высоко дифференциро-

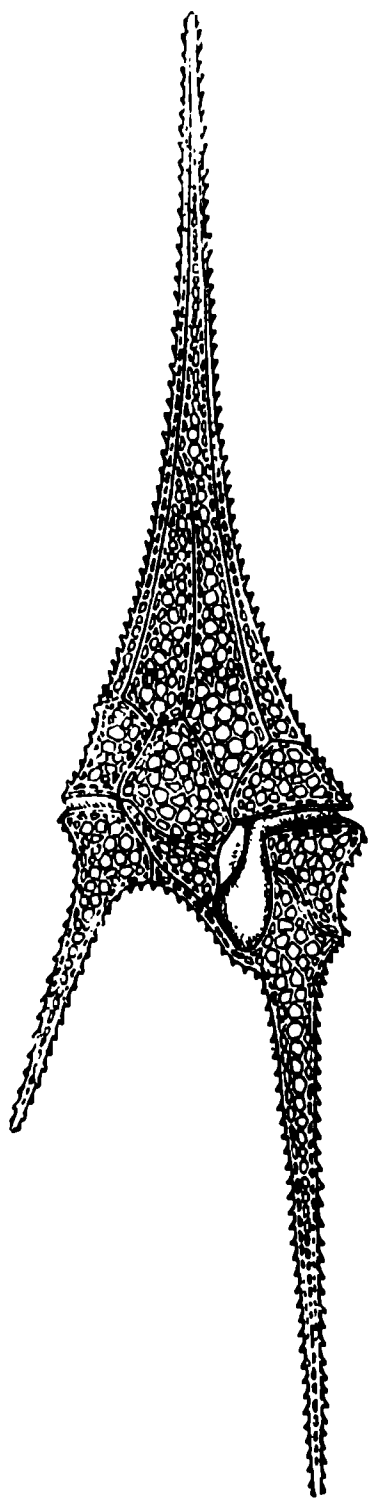


Рис. 43.
Ceratium hirundinella O. F. M.
(По Франсэ).

ванный отдѣлъ жгутиконосныхъ. Онѣ распространены какъ въ прѣсныхъ, такъ и въ морскихъ водахъ, причемъ въ послѣднихъ представлены гораздо большимъ числомъ разнообразно организованныхъ формъ. Но и въ планктонѣ прѣсныхъ водъ онѣ играютъ далеко не послѣднюю роль въ лицѣ чрезвычайно распространеннаго вида Ceratium hirundinella. Окраска этого организма буровато-желтая, его тѣло заключено въ особую оболочку, состоящую изъ пластинокъ, имѣющихъ строго опредѣленное расположение (рис. 43). Эта оболочка состоитъ изъ клѣтчатки и у большинства перидиніевыхъ пропитана минеральными солями. На поверхности она часто несетъ разнообразныя скульптурныя украшенія. Кроме того она раздѣлена на верхнюю и нижнюю половины, между которыми проходитъ кольцевая ложбинка. Послѣдняя подстиляется специальной пластинкой, называемой «пояскомъ». Есть еще про-

дольная ложбинка, оканчивающаяся расширеніемъ на заднемъ концѣ панцыря. Черезъ особое отверстіе

въ глубинѣ поперечной бороздки (на мѣстѣ пересѣченія ея съ продольной) выходятъ два жгута. Одинъ изъ нихъ располагается въ поперечной бороздкѣ, охватывая собою тѣло клѣтки, а другой направляется назадъ по продольной ложбинкѣ.

Хроматофоры перидиней по большей части бурой окраски, хотя оттѣнокъ ихъ сильно варьируетъ. Съ одной стороны, онъ можетъ дойти до чисто зеленого тона, а съ другой, хроматофоры нѣкоторыхъ формъ способны совершенно утратить пигментъ (сами однако не исчезаютъ). Питательныя вещества отлагаются въ видѣ масла или крахмала. Иногда присутствуетъ глазокъ. Вакуоли представляютъ очень сложную систему, открывающуюся наружу двумя чрезвычайно тонкими протоками.

При безполомъ размноженіи плоскость дѣленія проходитъ нѣсколько вкось; оболочки получившихся такимъ образомъ особей наполовину происходятъ отъ материнскихъ особей, наполовину же образуются вновь, какъ у десмидіевыхъ водорослей. Кромѣ того многія перидиней способны образовывать одну или нѣсколько зооспоръ. Удалось открыть и копуляцію (какъ разъ у *Ceratium hirundinella*), при которой не бываетъ образованія подвижныхъ гаметъ, а копулируютъ между собою непосредственно протопласты клѣтокъ (рис. см. ниже).

Ceratium hirundinella чрезвычайно склоненъ къ вариациямъ; то же самое наблюдается и у морскихъ представителей этого рода.

Не всѣ формы перидиней имѣютъ настолько сильно развитый панцырь, какъ описанный родъ. Существуетъ семейство *Gymnodiniaceae*, оболочка представителей

котораго состоитъ только изъ ослизненного протоплазматического слоя. *Gymnodinium hyalinum* пользуется этой особенностью строенія для измѣненія своей формы. Какъ существо, совершенно лишенное пигмента, онъ не можетъ питаться по способу зеленыхъ растений. Одно время его считали сапрофитомъ. Оказалось однако, что онъ способенъ по временамъ утрачивать свои жгуты, принимать амебообразную форму и въ такомъ состояніи заглатывать мелкихъ хламидомонадъ, которыя и перевариваются въ его плазмѣ. Здѣсь мы вновь встрѣчаемся съ чисто животнымъ питаніемъ въ группѣ организмовъ растительнаго характера.

7) ПРОСТѢЙШІЯ (ОДНОКЛѢТНЫЯ) ЖИВОТНЫЯ. КОРНЕНОЖКИ.

Корненожки характеризуются тѣмъ, что пользуются вмѣсто органовъ движенія непостоянными отростками протоплазмы, носящими названіе псевдоподій или ложноножекъ.

Въ морскомъ планктонѣ онѣ играютъ громадную роль,—вспомнимъ безконечное разнообразіе видовъ радіолярій—корненожекъ съ кремневыми панцырями—и фораминиферъ, имѣющихъ известковыя раковинки. Значеніе корненожекъ въ прѣсноводномъ планктонѣ гораздо скромнѣе, чтобы не сказать ничтожно. Радіолярій въ прѣсной водѣ вовсе не встрѣчается; изъ числа очень немногихъ прѣсноводныхъ фораминиферъ (напр., порядокъ *Gromiida*) ни одна не является планктоннымъ организмомъ. Характерныя прѣсноводныя группы представляютъ: порядокъ *Amoebida*—съ

голыми и покрытыми раковинками формами — и порядокъ солнечныхъ—*Heliozoa*.

Въ планктонѣ иногда попадаются представители корненожекъ, покрытыхъ раковинками. При этомъ несомнѣнно, что нѣкоторые изъ нихъ приспособились къ жизни въ открытыхъ водахъ только вторично. Таковы, на примѣръ, *Diffugia limnetica* и *D. hydrostatica* (рис. 2, стр. 6). Ихъ домики построены изъ песчаныхъ частичекъ, подобно тому, какъ и у остальныхъ многочисленныхъ видовъ этого рода, ведущихъ донный образъ жизни. Но въ ихъ протоплазмѣ образуются газовыя вакуоли, являющіяся гидростатическимъ приспособленіемъ. Изъ отверстія домика высовываются лопастные плазматическія образованія—псевдоподіи. Часто можно наблюдать, какъ плазма обтекаетъ снаружи всю раковинку. Питаніе, какъ у всѣхъ корненожекъ, происходитъ путемъ заглатыванія твердыхъ питательныхъ частицъ.

Болѣе типичный «планктонный» характеръ имѣетъ попадающаяся часто, хотя и въ небольшихъ количествахъ, *Cyphoderia* съ очень тонкими, вѣтвистыми псевдоподіями (рис. 44). Ея оболочка состоитъ уже не изъ постороннихъ частичекъ, а изъ вещества, выдѣленнаго самой клѣткой корненожки; кромѣ того эта оболочка настолько тонка, что невольно наводитъ на мысль о связи такого строенія съ планктоннымъ образомъ жизни.

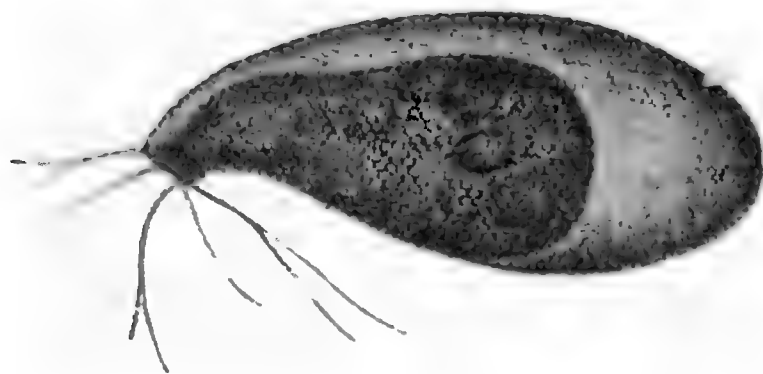


Рис. 44. *Cyphoderia ampulla* Ehrb. (По Мецу).

Часто можно встрѣтить также *Arcella*, которая способна образовать сразу значительное число газовыхъ вакуолей. Ея раковинка имѣетъ форму часового стекла, отверстіе для выхода псевдоподій находится посрединѣ нижней стороны. Поверхность раковинки обладаетъ чрезвычайно тонкой гексагональной структурой.

Изрѣдка, въ связи съ какими-нибудь движеніями воды, въ планктонѣ того или иного водоема можетъ появиться большое количество различныхъ корненожекъ. Такъ, напримѣръ, въ одномъ изъ прудовъ Московской губерніи послѣ періода дождей главная масса планктона состояла изъ корненожекъ, которыхъ оказалось до 15 видовъ.

Солнечники обладаютъ лучисто-расположенными тонкими псевдоподіями, которыя поддерживаются особой осевой нитью. Они не представляютъ постоянной составной части планктона, хотя по временамъ то тотъ, то другой авторъ отмѣчаетъ нахождение солнечниковъ въ пелагической части какого-либо водоема и притомъ иногда въ большомъ количествѣ. Апштейнъ указываетъ, что въ водоемахъ Германіи часто и въ массѣ встрѣчается *Actinophrys sol*. Для Россіи извѣстны указанія Зыкова, который находилъ эту форму довольно часто въ планктонѣ Волги; кромѣ того тамъ же и въ большомъ количествѣ появляются *Actinosphaerium Eichornii* (очень обыкновенная форма) и *Acanthocystis myriospina*; послѣднюю Зыковъ считаетъ даже типичной для Волжскаго планктона.

ИНФУЗОРИИ.

Инфузоріи дифференцированы гораздо выше, чѣмъ корненожки. Клѣтка, образующая ихъ тѣло, не пред-

ставляет собою безформенного комка плазмы, но снабжена цѣлымъ рядомъ спеціальныхъ «органеллъ». Поверхность ея покрыта рѣсничками, которыя или всѣ одинаковы, или же на нѣкоторыхъ участкахъ тѣла развиты иначе, чѣмъ на остальномъ тѣлѣ; иногда рѣснички слиты по нѣскольку вмѣстѣ, образуя такъ наз. *cirri*. Для заглатыванія пищи имѣется спеціальное отверстіе (цитостомъ), часто усложненное дополнительными образованіями, напр., мембранеллами. Непереваренныя частицы выбрасываются также въ опредѣленномъ пунктѣ клѣтки (цитопроктъ). Въ поверхностномъ слоѣ протоплазмы заключаются трихостисты—органеллы защиты и нападенія, выстрѣливающія тонкими нитями въ отвѣтъ на раздраженіе. Въ томъ же слоѣ лежатъ иногда тяжи, представляющіе обособленную сократительную протоплазму. Имѣются пульсирующія вакуоли. Размноженіе совершается какъ безполымъ путемъ, при помощи поперечнаго дѣленія, такъ и половымъ—при посредствѣ конъюгаціи. При послѣдней инфузоріи на время сходятся попарно, обмѣниваются частями ядра и потомъ расходятся.

Раздѣленіе инфузорій на систематическія группы основано, главнымъ образомъ, на характерѣ ихъ рѣсничекъ. Весь классъ можетъ быть разбитъ на два большихъ подкласса: собственно «Рѣсничатыхъ», которыя снабжены рѣсничками на всѣхъ стадіяхъ жизни, и «Сосальщиковъ», обладающихъ ими только въ молодыхъ стадіяхъ (что указываетъ на ихъ генетическую связь съ рѣсничатыми формами). Во взросломъ же состояніи рѣснички замѣняются особыми «сосальцами», предназначенными для высасыванія добычи.

Среди рѣсничатыхъ въ узкомъ смыслѣ укажемъ прежде всего порядокъ *Holotricha* (равнорѣсничатыхъ), у которыхъ всѣ рѣснички болѣе или менѣе однородны и распределены равномерно по всему

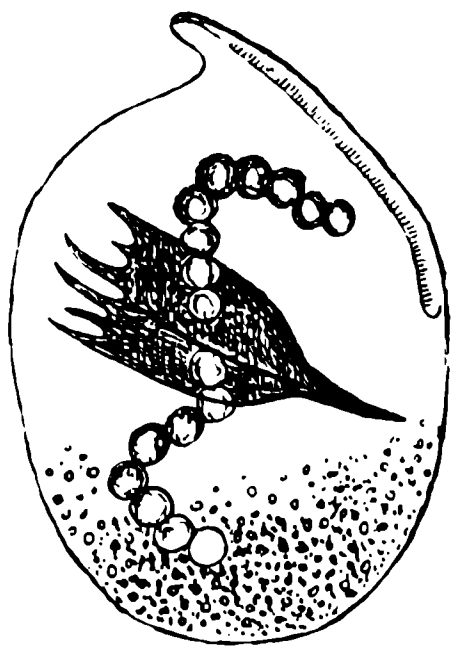


Рис. 45. *Amphileptus tracheloides* Zach. съ заглотанной коловраткой *Anuraea cochlearis*. Оригин. съ преп.

тѣлу. Въ этотъ порядокъ входитъ очень много формъ, и большинство изъ нихъ, какъ и вообще большинство инфузорій, представляетъ обитателей мелкихъ водоемовъ, лужъ, болотъ, береговыхъ зарослей и т. п. Какъ специально планктонную форму надо отмѣтить *Amphileptus tracheloides*, которая часто въ небольшихъ количествахъ попадаетъ въ озерномъ планктонѣ. Эта инфузорія отличается крупными размѣрами и хищнымъ образомъ жизни, причемъ не довольствуется какой-либо мелкой

добычей, а заглатываетъ, какъ это мы видимъ на рисункѣ (рис. 45), даже коловратокъ, порою по нѣсколько штукъ сразу.

Второй порядокъ, *Heterotricha* (разнорѣсничатая) характеризуется рѣсничками, болѣе или менѣе равномерно распределенными по всему тѣлу (иногда редуцированными), и такъ называемой «адоральной зоной». Последняя образована также рѣсничками, но слившимися по нѣскольку въ небольшія пластинки (мембранеллы), расположенныя спиралью около ротового отверстія. Сюда относятся такія формы, какъ общеизвѣстный «трубачь»—*Sten-*

tor. Послѣдній, хотя обычно и ведетъ сидячій образъ жизни, но обладаетъ способностью хорошо плавать, почему часто въ большомъ количествѣ встрѣчается въ планктонѣ прудовъ и вообще мелкихъ водоемовъ. Специально планктонными являются роды *Codonella* и *Tintinnidium*. Семейство *Tintinnidae* чрезвычайно распространено въ прѣсноводномъ и въ морскомъ планктонѣ, притомъ въ послѣднемъ въ гораздо большемъ количествѣ формъ. Тѣло этихъ инфузорій помѣщается въ спе-



Рис. 46. *Codonella lacustris* Entz.
(По Фричу и Вавра).

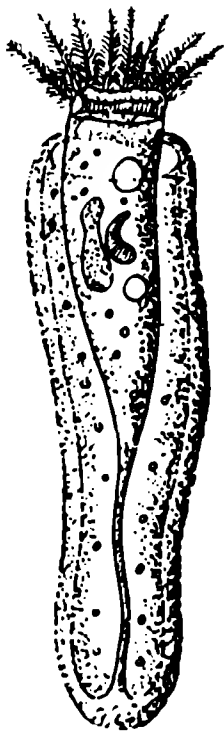


Рис. 47 *Tintinnidium fluviatile*. St. (По Франсэ, изъ Эффенбергера).

циальномъ домикѣ, къ которому изнутри прикрѣпляется особымъ стебелькомъ. Домикъ живущей повсюду въ озерахъ *Codonella lacustris* (рис. 46) представляетъ довольно прочное сооруженіе опредѣленной формы; наоборотъ домики *Tintinnidium fluviatile* (рис. 47) являются очень нѣжными образованіями, облѣпленными снаружи посторонними частицами.

Порядокъ *Hypotricha* (брюхорѣсничатая) включаетъ формы, несущія рѣснички только на брюшной сторонѣ; послѣднія при этомъ обыкновенно слиты по нѣскольку въ шипообразные «cirri». Есть адоральная зона мембранелль. Въ составъ планктона входятъ только случайно, чаще, конечно, въ небольшихъ водоемахъ.

Примѣромъ можетъ служить обыкновенная *Stylonychia* (рис. 48).

Порядокъ *Peritricha* (кругорѣсничатыя) состоитъ почти исключительно изъ сидячихъ формъ, но среди нихъ есть двѣ-три, не лишенныя значенія и для лица, изучающаго планктонъ. Отъ другихъ инфузорій представители этого порядка отличаются



Рис. 48. *Stylonychia mytilus* Ehrb. (По Бюкли).
Изображена ползающей по субстрату.

тѣмъ, что рѣснички у нихъ имѣются только въ видѣ адоральной зоны; форма тѣла обыкновенно цилиндрическая или чашевидная. *Peritricha* часто образуютъ колоніи. Сидячіе виды иногда попадаются среди планктона въ роли «пассивнопланктонныхъ» формъ, то есть, помѣщаясь на тѣлѣ какого-нибудь другого организма. Впрочемъ, есть и такіе виды, которые, очевидно вторично, утратили сидячій образъ жизни и перешли къ планктонному. Такова колоніальная *Epistylis rotans*, найденная въ водоемахъ Германіи.

Характернымъ признакомъ подкласса сосальщиковъ (*Suctoria*) является развитіе особенныхъ щупалецъ, которыя могутъ служить для высасыванія добычи или для прокалыванія ея.

Будучи лишены рѣсничекъ—органеллъ самостоятельнаго движенія—, сосальщики, по преимуществу, сидячія инфузоріи. Однако онѣ встрѣчаются въ планктонѣ

не только въ видѣ пассивнопланктонныхъ формъ; нѣкоторыя изъ нихъ, подобно только что упомянутой *Epistylis rotans*, вторично приспособились къ пелагическому образу жизни. Ихъ «сосальца» особенно сильно развились и, быть можетъ, играютъ извѣст-

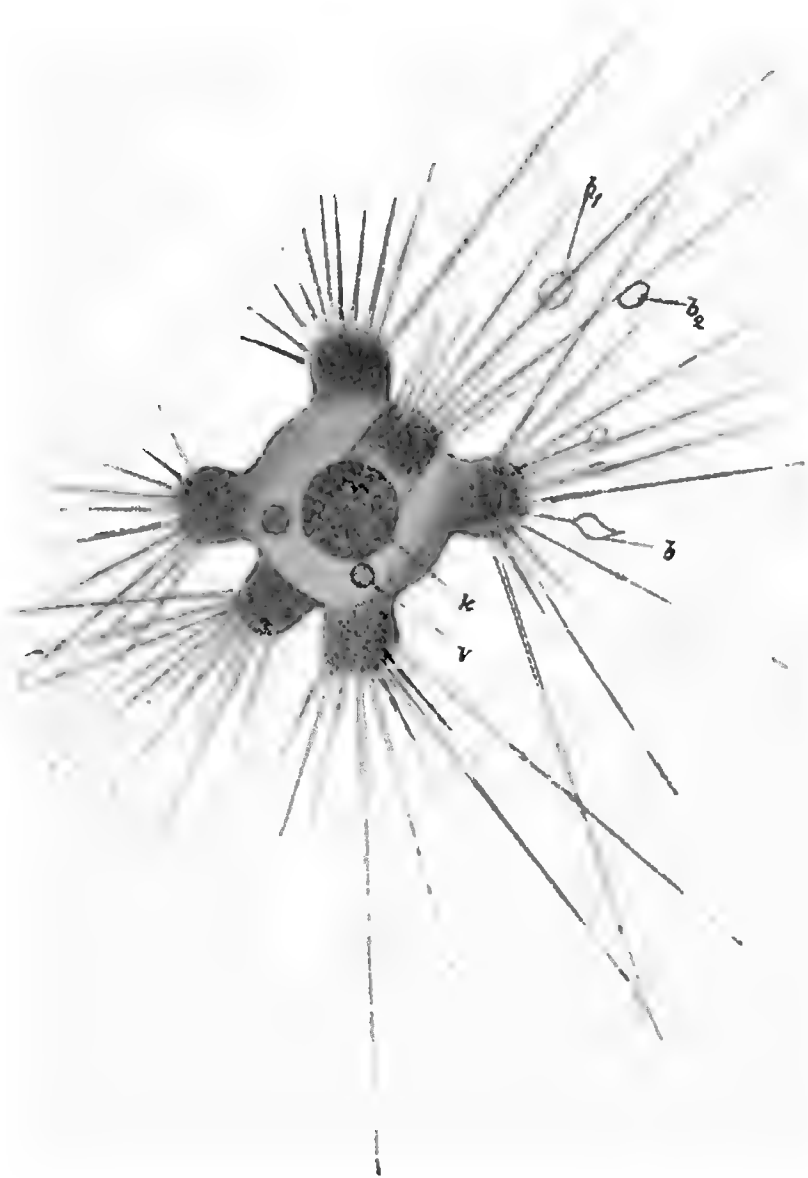


Рис. 49. *Staurophrya elegans* Zach. (По Цахаріасу).



Рис. 50. *Synchaeta pectinata*, Eh b. пораженная *Ascospodium aspersorum*. (По Цахаріасу).

ную роль также при плаваніи организма, увеличивая его поверхность. На прилагаемомъ рисункѣ (рис. 49) изображена наиболѣе частая планктонная сукторія—*Staurophrya elegans*.

СПОРОВИКИ.

Представители этой паразитической группы про-

стѣйшихъ довольно часто встрѣчаются въ качествѣ паразитовъ различныхъ планктонныхъ животныхъ; на нашемъ рисункѣ (рис. 50) мы видимъ споровика *Ascosporidium asperosporum* въ полости тѣла коло-вратки *Synchaeta*.

8) КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЯ.

Въ морскомъ планктонѣ кишечнополостныя играютъ довольно значительную роль. Часть ихъ, какъ, на-примѣръ, сифонофоры, ребровики и сцифомедузы, являются постоянными его сочленами; другія входятъ въ его составъ временно,—или въ качествѣ личинокъ,

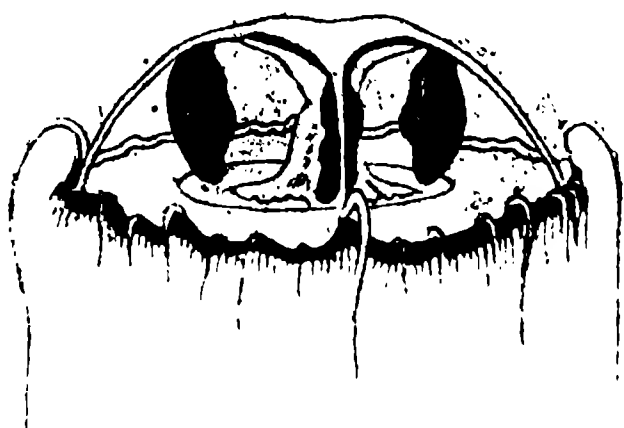


Рис. 51. *Limnospodium*
Kawai Ока. (По Ока, изъ
Штейера).

или же въ одной изъ стадій перемежающагося размноженія (медузоидныя стадіи гидроидныхъ полиповъ). Въ прѣсноводномъ планктонѣ мы, наоборотъ, за исключеніемъ нѣкоторыхъ очень рѣдкихъ случаевъ, не встрѣчаемъ кишечнополостныхъ. Послѣднихъ въ прѣсныхъ водахъ вообще мало, а кромѣ того у многихъ группъ прѣсноводныхъ организмовъ за-

мѣчается тенденція утрачивать стадію подвижной личинки, которая свойственна морскимъ родственникамъ этихъ формъ. Поэтому бѣольшая часть сидячихъ прѣсноводныхъ кишечнополостныхъ не имѣетъ планктонныхъ личинокъ.

Извѣстно однако нѣсколько случаевъ нахожденія въ прѣсныхъ водахъ медузъ. Когда такіе факты относятся къ рѣкамъ, то мы имѣемъ право предполагать проникновеніе этихъ формъ изъ морей, чему могутъ способствовать приливы; такова, напримѣръ, медуза Ян-цзы-дзяна *Limnocoedium kawai* (рис. 51). Конечно, и озерныя медузы (извѣстная медуза Танганьики—*Limnodynastes tanganyicae*) въ концѣ концовъ также морского происхожденія.

9) ЧЕРВИ.

ПЛОСКІЕ ЧЕРВИ (PLATODES).

Порядокъ Рѣсничатые черви. Тѣло ихъ покрыто сплошнымъ мерцательнымъ эпителиемъ, благодаря чему они способны передвигаться скользящими движеніями безъ всякихъ видимыхъ измѣненій формы тѣла. Ихъ организація значительно выше простой организаціи кишечнopolостныхъ,—особенно сложна половая система. На подробностяхъ строенія мы не будемъ останавливаться, такъ какъ прѣсноводные рѣсничатые черви, являясь почти исключительно обитателями донной или береговой зоны, не представляютъ большого интереса для лица, занимающагося планктономъ.

Порядокъ Сосальщики (*Trematodes*). Формы паразитическія, лишенныя во взросломъ состояніи рѣсничатаго покрова и большей части органовъ чувствъ. Въ качествѣ паразитовъ прямого отношенія къ планктону не имѣютъ. Однако въ нѣкоторыхъ стадіяхъ своего развитія могутъ входить въ его составъ; такова, напримѣръ, крошечная, выходящая изъ

яйца многихъ видовъ сосальщиковъ, рѣсничатая личинка—мирацидій. Чаше, впрочемъ, среди планктонныхъ организмовъ попадаетъ болѣе поздняя и болѣе



крупная стадія, напоминающая по общей формѣ тѣла головастика, такъ называемая церкарія (рис. 52). Для нея характерно присутствіе присосокъ, которыя потомъ разовьются въ окончательныя присоски взрослой формы.

КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (ANNELIDES.)

Рис. 52. Церкарія *Distomum heraticum* L. (По Фосселеру, изъ Ламперта).

Представителей аннелидъ очень легко узнать по ясно раздѣленному на сегменты тѣлу; эта сегментация распространяется и на внутренніе органы. Тому, кто занимается прѣсноводнымъ планктономъ, совершенно не приходится встрѣчаться съ кольчатыми червями, такъ какъ они биологически связаны съ береговой и донной зоной. Изъ нихъ въ прѣсной водѣ постоянно встрѣчаются малощетинковые (*Oligochaeta*), не дающіе свободно плавающихъ личиночныхъ стадій. Многощетинковые (*Polychaeta*), имѣющіе такія стадіи и очень разнообразны въ морѣ, въ прѣсныхъ водоемахъ представляютъ рѣдкое исключеніе. Одинъ изъ такихъ случаевъ относится къ Байкальскому озеру, вообще замѣчательному по составу своей фауны. Въ немъ не только удалось найти среди донныхъ организмовъ представителей этой группы (*Dybowscella baikalensis*).

sis и *D. godlewskii*), но кромѣ того оказалось, что въ апрѣлѣ мѣсяцѣ планктонъ верхнихъ слоевъ озера содержитъ въ большомъ количествѣ трохофорообразныя личинки полихетъ.

КОЛОВРАТКИ (ROTATORIA).

Коловратки представляютъ своеобразную систематическую группу, которую также относятъ къ сборному типу червей. Какъ примѣръ, рассмотримъ самого обыкновеннаго ея представителя *Brachionus* (рис. 53).

Тѣло коловратокъ одѣто различной плотности покровами, которые во многихъ случаяхъ (между прочимъ и у *Brachionus*) достигаютъ такой степени твердости, что получаютъ названіе панцыря. На переднемъ концѣ развитъ такъ называемый «коловращательный аппаратъ», который въ наиболѣе простомъ случаѣ состоитъ изъ

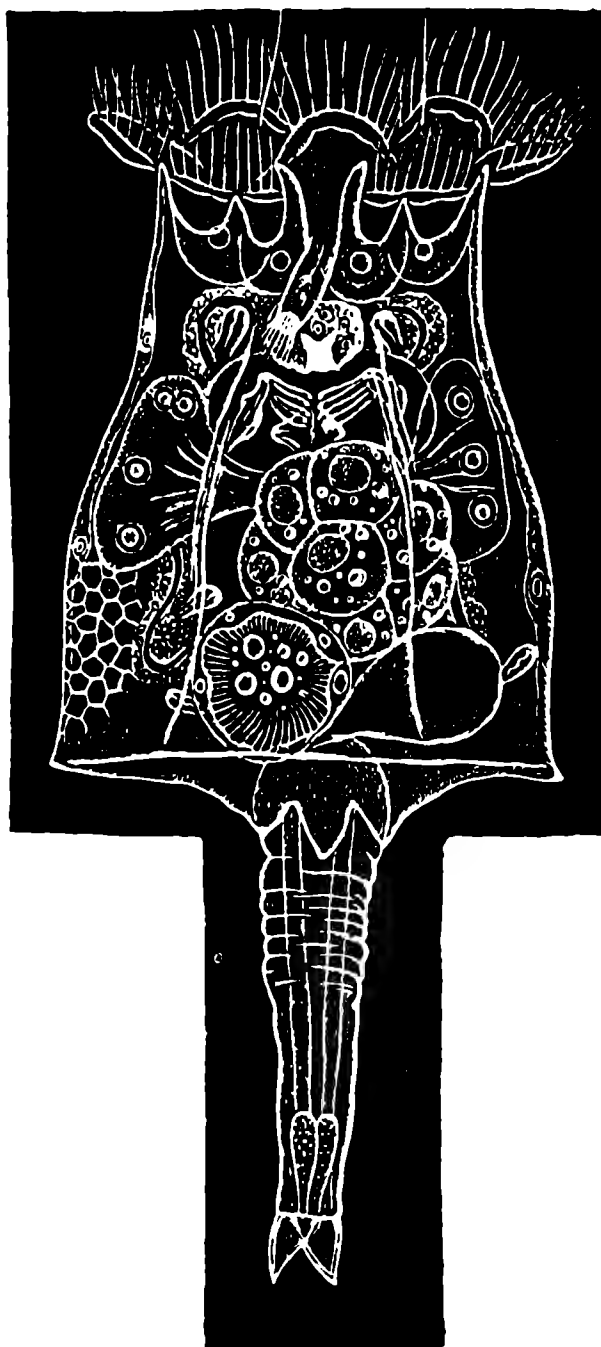


Рис. 53. Анатомія *Brachionus quadratus* Rouss. (По Франсэ).

двухъ concentрическихъ круговъ ресничекъ. Между этими кругами находится ротовое отверстіе. Форма коловращательнаго аппарата можетъ

подвергаться очень значительнымъ видоизмѣненіямъ въ связи съ образомъ жизни того или иного вида. Достаточно сравнить, напримѣръ, коловращательный аппаратъ *Brachionus*, приспособленный для приведенія организма въ движеніе, съ потерявшимъ подвижность аппаратомъ сидячей формы *Floscularia*, имѣющимъ видъ верши и служащимъ для болѣе удобнаго улавливанія добычи. Задній конецъ тѣла у большинства (кромѣ нѣкоторыхъ планктонныхъ формъ) вытянутъ въ болѣе или менѣе длинное образование, называемое «ногой»; понятно, что этотъ органъ не имѣетъ ничего общаго съ носящими такое же названіе конечностями другихъ животныхъ. Нога чаще всего оканчивается двумя «пальцами», которые служатъ органами прикрѣпленія; на концѣ ихъ открываются отверстія двухъ клейкихъ железокъ.

Изъ внутреннихъ органовъ особенно характеренъ кишечный каналъ по присутствію жевательнаго же-

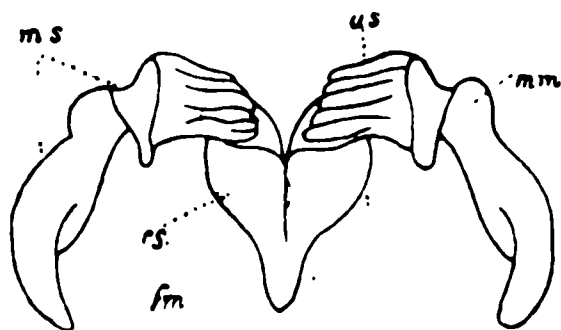


Рис. 54. Жевательный аппаратъ *Brachionus*. (По Гѣдзону и Госсе). Обозначеніе частей: ms-malleus, is-incus, us-uncus, mm-manubrium, rs-ramus, fm-fulcrum.

лудка или «mastax». Въ послѣднемъ находится специальный аппаратъ, состоящій изъ отдѣльныхъ частей, которыя не у всѣхъ видовъ одинаково выражены. Существуетъ нѣсколько типовъ «mastax», отличающихся другъ отъ друга по степени и характеру развитія отдѣль-

ныхъ элементовъ. На прилагаемомъ рисункѣ (рис. 54) мы видимъ наиболѣе полно развитый жевательный аппаратъ, а именно «mastax» *Brachionus*; тамъ же мы найдемъ и названія его отдѣльныхъ частей.

За *mastax* слѣдуетъ собственно желудокъ со впадающими въ него пищеварительными железами; на заднемъ концѣ кишечный каналъ открывается въ «клоаку», куда впадаютъ и протоки выдѣлительныхъ и половыхъ органовъ.

Органовъ дыханія и кровеносной системы коловратки вовсе не имѣютъ. Дыханіе совершается на счетъ кислорода воды, въ большомъ количествѣ поглощаемой кишечникомъ и поступающей оттуда въ полость тѣла. Изъ послѣдней вмѣстѣ съ отработанными продуктами она удаляется при посредствѣ выдѣлительной системы, состоящей изъ двухъ симметрично расположенныхъ трубокъ, съ разбросанными по нимъ въ большемъ или меньшемъ количествѣ пламѣньковыми клѣтками.

Нервная система развита сравнительно слабо. Органы чувствъ представлены щупальцами и глазными пятнами, состоящими изъ преломляющаго тѣльца и скопленія пигмента.

У коловратокъ мы наблюдаемъ рѣзко выраженный половой диморфизмъ, соединенный съ очень значительнымъ развитіемъ дѣвственнаго размноженія;

у многихъ видовъ до сихъ поръ еще не удалось найти самцовъ. Въ тѣхъ случаяхъ, когда послѣдніе извѣстны, они обычно появляются въ опредѣленный періодъ послѣ болѣе или менѣе длиннаго ряда партеногенетическихъ поколѣній. Самцы (рис. 55) отличаются отъ самокъ значительно меньшей величиной и не-

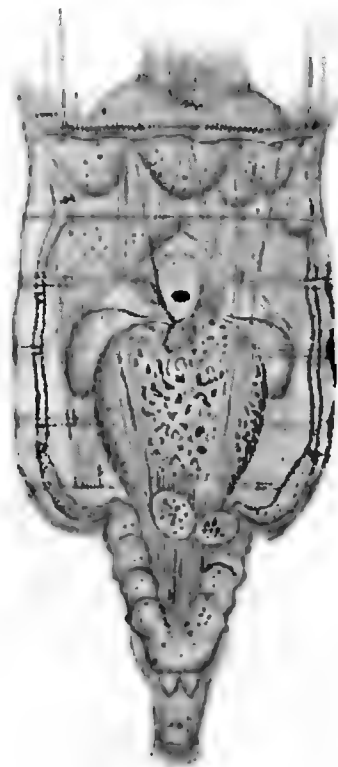


Рис. 55. *Brachionus pala* Ehrb. Самецъ (по Веберу).

доразвитіемъ нѣкоторыхъ органовъ, какъ, напримеръ, кишечнаго канала (самцы коловратокъ въ теченіе своей краткой жизни не питаются). Зато у нихъ сильно развиты, вопервыхъ, тѣ органы, которые служатъ для выполненія ихъ непосредственной функціи, и вовторыхъ, органы движенія и чувствъ, необходимые для болѣе успѣшнаго разыскиванія самки.

Партеногенетическія яйца покрыты сравнительно тонкими оболочками и могутъ развиваться немедленно послѣ откладки (а иногда и въ тѣлѣ самки—у живородящихъ формъ); оплодотворенныя же яйца имѣютъ оболочки гораздо болѣе грубыя и до развитія обычно должны нѣкоторое время пролежать въ покоящемся состояніи. Развитие совершается безъ превращенія.

1 отрядъ. П і я в к о в и д н ы я к о л о в р а т к и (*Bdelloida*).

Обычные обитатели дна и вообще мелкихъ водоемовъ. Легко переносятъ пересыханіе и промерзаніе, что при условіяхъ ихъ обитанія является счѣнь важнымъ біологическимъ свойствомъ. Ползучій образъ жизни рѣзко сказывается на ихъ внѣшнемъ видѣ. Тѣло длиннсе, гибкое, нога телескопическая (см. выше рис. 17-й). Въ планктонъ попадаютъ рѣдко, по большей части, какъ случайный элементъ, почему въ дальнѣйшемъ изложеніи намъ не придется имѣть дѣло съ этой группой. Исключеніе представляетъ обладающій очень сильнымъ коловращательнымъ аппаратомъ *Rotifer macrurus*.

2 отрядъ. С и д я ч і я к о л о в р а т к и (*Rhizota*).

Хотя всѣ члены этой группы ранѣе несомнѣнно были приспособлены къ сидячему образу жизни, но многіе изъ нихъ впослѣдствіи вновь перешли къ плаванію въ открытой водѣ. Прежняя жизнь однако на-

ложила на нихъ столь рѣзкій отпечатокъ, что мы узнаемъ ихъ безъ всякаго колебанія. Такъ какъ при сидячемъ образѣ жизни спастись отъ врага бѣгствомъ было невозможно, то сидячія коловратки выработали сильную сократимость своего тѣла и въ то же время приобрѣли способность строить домики или изъ слизи, или изъ какихъ-нибудь иныхъ матеріаловъ. При переходѣ къ пелагическому образу жизни слизистые домики не были утрачены, такъ какъ они оказались полезными для уменьшенія удѣльнаго вѣса организма (рис. 56). Въ виду неспособности къ передвиженію, для добыванія пищи оказалось необходимымъ очень значительно развить коловращательный аппаратъ, чтобы было возможно вызывать сильные токи воды, направленные къ ротовому отверстию. Этимъ объясняется образованіе большихъ лопастей этого аппарата, принимающаго у многихъ формъ отряда удивительно причудливыя очертанія (*Melicerta*). *Floscularia* приспособилась для той же цѣли иначе. Она видоизмѣнила свои рѣснички, обративъ ихъ въ длинныя, неподвижныя щетинки, которыя образовали цѣлый специальный аппаратъ на подобіе верши. У формъ, перешедшихъ къ планктонному образу жизни, эти особенности сохранились только отчасти. Такъ, напри- мѣръ, *Floscularia mutabilis*, удержавъ кругъ длинныхъ щетинокъ, развила второй кругъ подвижныхъ рѣсничекъ, необходимыхъ для плаванія. Этимъ видамъ

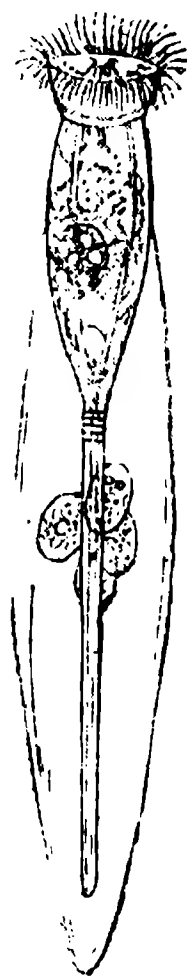


Рис. 56.
Floscularia pelagica Rouss. (По Русселе).

пришлось возстановить еще одинъ изъ органовъ, утраченный ихъ сидячими предками, а именно—глазокъ.

Наконецъ, надо отмѣтить, что сидячая жизнь, какъ извѣстно, располагаетъ къ образованію колоній. Это правило подтвердилось и на коловраткахъ,—среди *Rhizota* мы знаемъ рядъ колониальныхъ сидячихъ формъ (напр., *Lacinularia*). отъ которыхъ также отдѣлилась свободно плавающая вѣтвь (*Laci-*

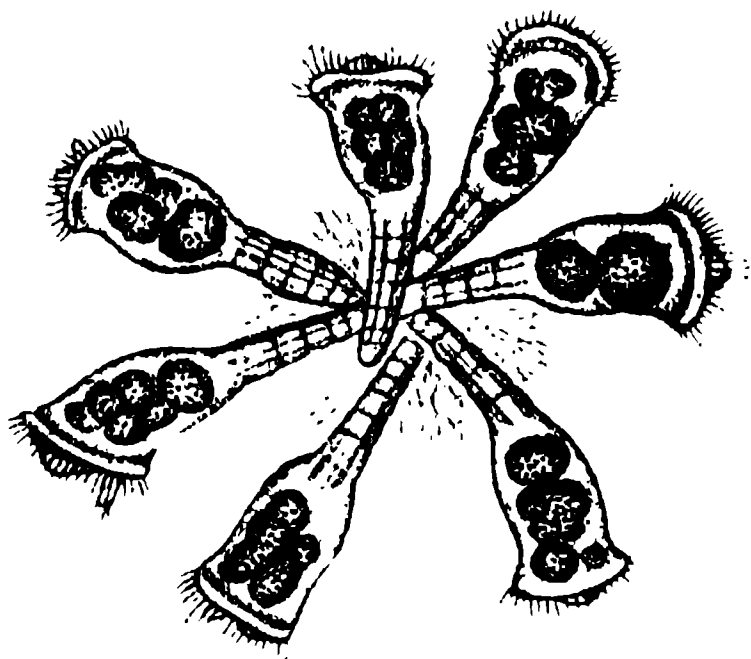


Рис. 57 *Conochilus unicornis*
Rous. (По Веберу).

nularia natans). Подобнымъ образомъ и въ семействѣ *Conochilidae* часть членовъ сохранила колониальный образъ жизни. Изъ числа его представителей для озеръ сѣверной половины Россіи чрезвычайно характеренъ *Conochilus unicornis* (рис. 57).

Третій отрядъ. Свободно живущія коловратки. (*Ploima*).

Примѣромъ ихъ можетъ служить подробно рассмотрѣнный выше *Brachionus*. Эта группа содержитъ очень большое число разнообразныхъ формъ. Часть ихъ за обладаніе панцыремъ выдѣляютъ въ особый отдѣлъ «панцырныхъ» коловратокъ. Нѣкоторыя семейства имѣютъ очень большое значеніе въ качествѣ планктонныхъ организмовъ. Такъ, на примѣръ, въ самыхъ разнообразныхъ водоемахъ встрѣчаются члены семей-

ства *Asplanchnadae*. Ихъ большое мѣшкообразное тѣло въ большинствѣ случаевъ настолько прозрачно, что въ живомъ состояніи можно наблюдать многія гистологическія детали. У планктонныхъ *Asplanchnadae* всегда отсутствуетъ нога, что вполне соответствуетъ пелагическому образу жизни. Характерно

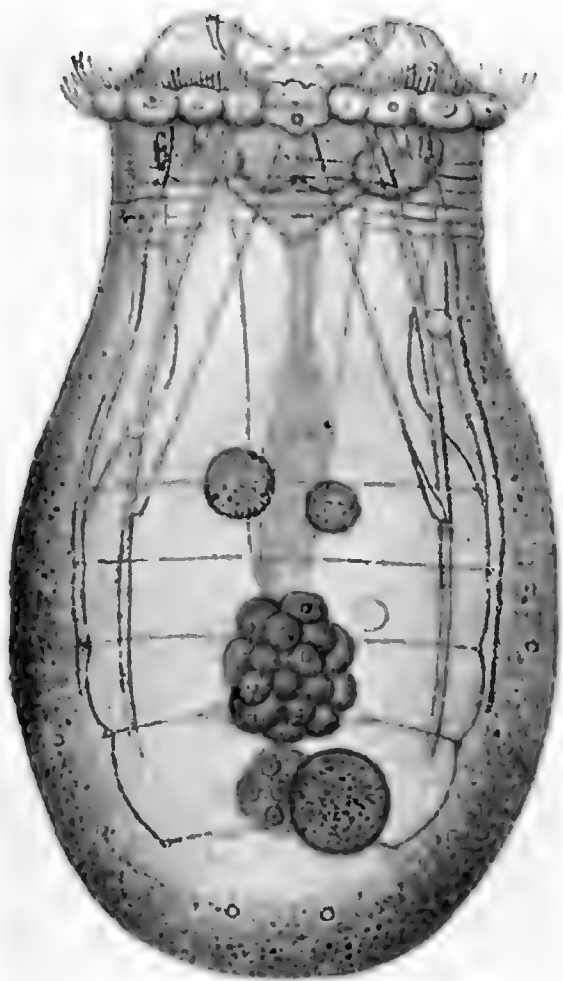


Рис. 58. *Asplanchna priodonta* Gosse. (По Веберу).

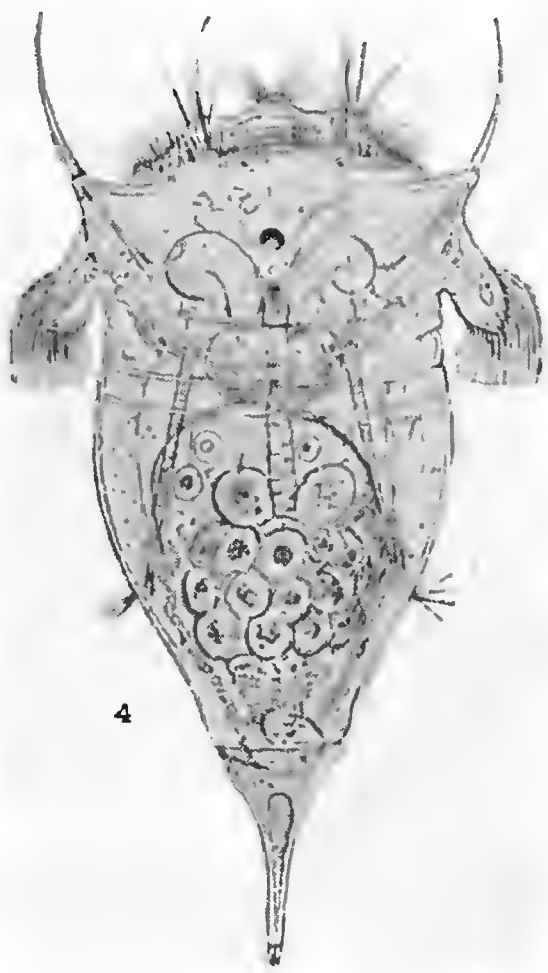


Рис. 59. *Synchaeta stylata* Wierz.

также отсутствіе задней кишки. Наиболее обычный видъ—*Asplanchna priodonta* (рис. 58).

Точно также часты въ планктонѣ разные виды рода *Synchaeta* (сем. *Synchaetadae*), сохранившаго свою ногу. Изображенная на прилагаемомъ рисункѣ (рис. 59) форма—*Synchaeta stylata*—очень типичный составной элементъ рѣчного планктона.

Чрезвычайно распространены представители семейства Triarthradae—изображенные выше *Polyarthra platyptera* (рис. 12) и *Triarthra longiseta* (рис. 18); послѣдняя въ нашихъ озерахъ чаще всего представлена своимъ длинновесельнымъ варіететомъ *Tr. long. v. limnetica*. Оба вида лишены ноги, но зато снабжены сильными плавательными придатками.

Есть еще рядъ безпанцyrныхъ коловратокъ, но онѣ имѣютъ меньшее значеніе въ планктонѣ, и мы на нихъ останавливаться не будемъ.



Рис. 60. *Rattulus carucinus* Wierz. (По Дженнингсу)

Изъ панцyrныхъ надо прежде всего упомянуть семейство Rattulidae, съ цѣлымъ рядомъ планктонныхъ видовъ. Они отличаются цилиндрическимъ панцyремъ и короткой ногой, снабженной пальцами, часто достигающими значительной длины. Очень характернымъ для озеръ средней Россіи является *Rattulus carucinus*, головной конецъ тѣла котораго покрытъ нѣкоторымъ подобіемъ шлема (рис 60).

Чрезвычайно разнообразно и богато формами семейство Brachionidae, представители котораго свойственны гораздо болѣе планктону рѣкъ и прудовъ, чѣмъ озерному. Сходно съ нимъ—отличается только

отсутствіемъ ноги — семейство Anuraeidae. Трудно найти водоемъ, въ которомъ не было бы кого-нибудь изъ его представителей. Чуть не каждый изъ видовъ рода Anuraea даетъ многочисленныя, частью мѣстныя, частью сезонныя разновидности. Повсюду встрѣчаются *Anuraea cochlearis* (рис. см. ниже) и *Anuraea aculeata*



Рис. 61. *Anuraea aculeata* Ehrb. (тип. форма). (По Апштейну).

(рис. 61), различающіяся другъ отъ друга положеніемъ рожковъ и, главнымъ образомъ, структурой панцыря. Сюда же относится родъ *Notholca*, съ чрезвычайно распространеннымъ въ озерахъ сѣверной половины Россіи видомъ—*Noth. longispina* (рис. 62), отличающимся очень сильно развитыми шипами, какъ на переднемъ, такъ и на заднемъ краю панцыря.

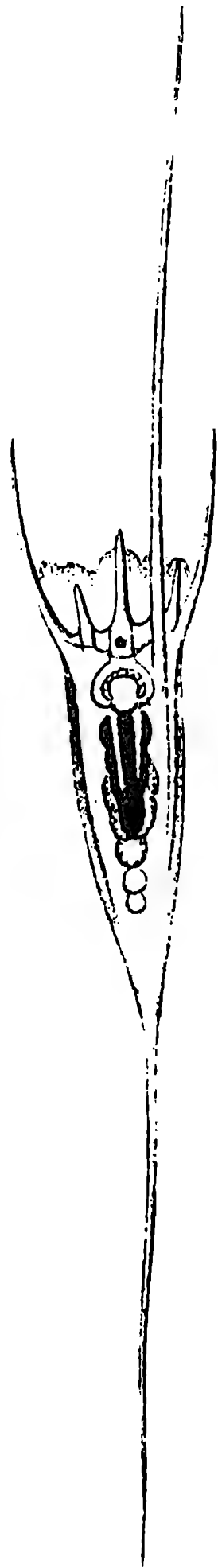


Рис. 62. *Notholca longispina* Kellic. (По Веберу).

GASTROTRICHA (БРЮХОРѢСНИТЧАТЫЯ).

Близкая въ систематическомъ отношеніи къ коллаткамъ группа *Gastrotricha* включаетъ въ себѣ мелкія формы, обитающія сре-

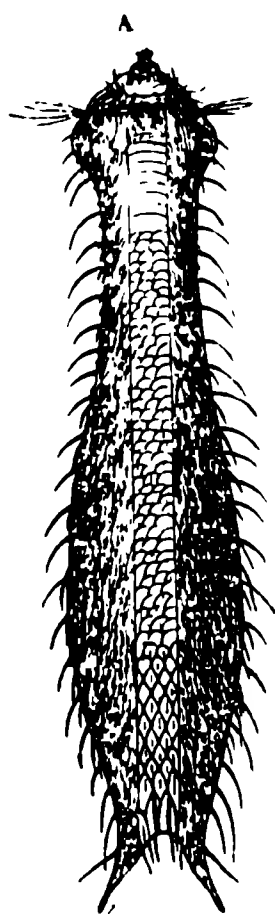


Рис. 63. *Chaetonotus maximus* Ehrb. А—снизу, В—отдѣльныя щетинки. (По Целинкѣ, изъ Ламперта).

ди водной растительности въ донной и прибрежной зонѣ озеръ и прудовъ, въ болотахъ и тому подобныхъ водоемахъ. Въ планктонѣ *Gastrotricha* встрѣчаются только случайно. Характернымъ признакомъ этой группы являются двѣ полосы мерцательныхъ рѣсничекъ, проходящія по брюшной сторонѣ тѣла; на спинной поверхности обычно расположены особыя чешуйки, несущія болѣе или менѣе длинныя щетинки. Передній конецъ тѣла нѣ-

сколько обособленъ и обладаетъ пучками болѣе длинныхъ рѣсничекъ. На прилагаемомъ рисункѣ (рис. 63) изображена одна изъ наиболѣе обычныхъ *Gastrotricha*—*Chaetonotus maximus*.

10) РАКООБРАЗНЫЯ.

Этотъ дышашій жабрами классъ членистоногихъ включаетъ въ себѣ почти исключительно водныхъ животныхъ, причемъ очень многіе изъ его представителей являются характерными членами планктона.

Пор. ЛИСТОНОГІЯ РАКООБРАЗНЫЯ (PHYLLOPODA).

Характеризуются присутствіемъ листовидныхъ конечностей, которыя одновременно служатъ и для плаванія, и для дыханія. Тѣло расчлененное. На спинной сторонѣ часто образуется особый хитиновый покровъ въ видѣ щита или двустворчатой раковины. Примѣромъ внутренней организаціи можетъ служить описанная ниже организація дафніи. Листоногія дѣлятся на два подпорядка, роль которыхъ въ планктонѣ далеко неодинакова. «Истинно-листоногія» — съ довольно большимъ количествомъ листовидныхъ конечностей (не меньше десяти)—въ планктонѣ представлены крайне слабо. Въ то же время «вѣтвистоусыя», обладающія малымъ количествомъ такого рода членистыхъ придатковъ, составляютъ одинъ изъ главныхъ элементовъ прѣсноводнаго планктона.

Истинно-листоногія (*Euphylloroda*).

Наиболѣе обычными представителями этой группы являются: *Apus*, покрытый широкимъ плоскимъ спиннымъ щитомъ, *Branchipus*, вовсе не имѣющій щита, и *Limnetis*, щитъ которой обращенъ въ двѣ створки, способная плотно захлопываться. Но эти хорошо всѣмъ извѣстныя формы не относятся къ числу планктонныхъ организмовъ, такъ какъ обитаютъ въ очень небольшихъ водоемахъ,—въ среднихъ широтахъ особенно въ вешнихъ лужахъ. Личинка одной изъ нихъ—*Limnetis brachiura*—распространена нѣсколько болѣе широко и весною попадаетъ въ планктонъ прудовъ.

довъ и рѣкъ (Шошма, Днѣпръ). Ея форма очень своеобразна (рис. 64): тѣло покрыто плоскимъ спиннымъ щитомъ (va), съ брюшной стороны находится также плоская, чрезвычайно расширенная хитиновая «губа», съ боковъ торчатъ два довольно длинныхъ рожка (с). Для соленыхъ озеръ чрезвычайно характерна *Artemia salina*, лишенная щита, какъ и *Branchipus*, и въ общемъ очень на него похожая. Она встрѣчается въ соленыхъ водоемахъ такими массами, что вся вода при-

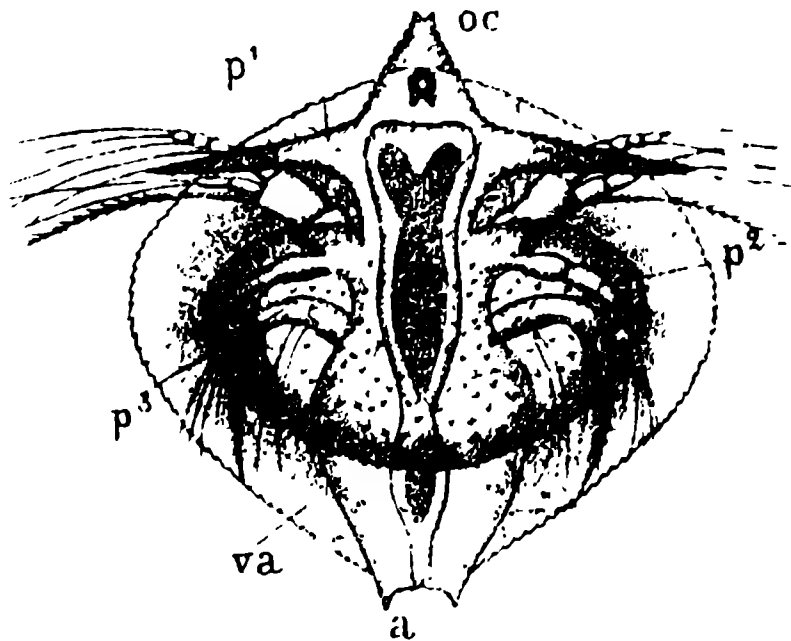


Рис. 64. Личинка *Limnetis brachyura* O. F. Müll.
(По Грубе).

нимаетъ красный оттѣнокъ. Этотъ постоянный обитатель всѣхъ лимановъ и соленыхъ озеръ южной половины Россіи хорошо знакомъ не только спеціалистамъ, но также и широкой публикѣ—посѣтительницѣ нашихъ курортовъ.

Вѣтвистоусыя (*Cladocera*).

Вѣтвистоусыя отличаются отъ истинно-листоногихъ небольшимъ числомъ члениковъ тѣла и соотвѣтственно малымъ количествомъ листообразныхъ чле-

нистыхъ придатковъ. У представителей этой группы имѣется и еще рядъ своеобразныхъ особенностей, которыя выяснятся при болѣе подробномъ разсмотрѣніи дафніи, взятой нами, какъ примѣръ для разсматриваемаго подпорядка. Въ виду важной роли *Cladocera* въ планктонѣ, мы удѣлимъ имъ гораздо болѣе вниманія, чѣмъ *Euphylloroda*. На прилагаемомъ рисункѣ (рис. 65) мы видимъ самку

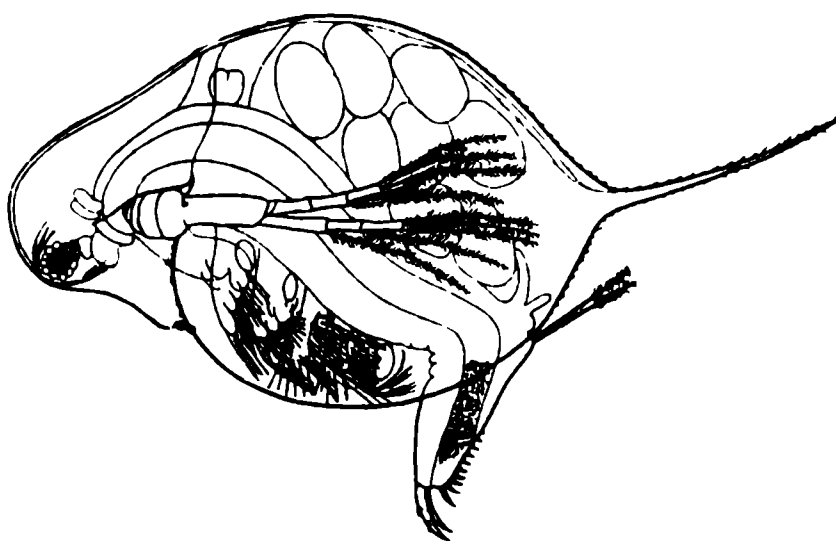


Рис. 65. *Daphnia hyalina* Leyd. самка. (По Лиллиеборгу).

Daphnia hyalina, специально планктонную форму, съ яйцами въ выводковой камерѣ. Тѣло ея представляется довольно высокимъ, сплюснутымъ съ боковъ. На переднемъ концѣ обособлена голова, которая снизу нѣсколько вытянута на подобіе клюва. Она несетъ подвижный, сложный глазъ; благодаря прозрачности организма у живыхъ особей виденъ головной мозгъ и нервы, подходящіе къ глазу. На поверхности мозга у многихъ *Cladocera* наблюдается крошечный добавочный глазокъ. Двѣ пары щупалецъ несутъ совершенно различныя функціи. Первая пара, находящаяся сейчасъ же надъ клювовиднымъ выростомъ головы, очень коротка и снабжена чувствительными щетин-

ками. Вторая, наоборотъ, чрезвычайно велика, обладаетъ сильной мускулатурой и служитъ для плаванія; каждое щупальце этой пары раздѣлено на двѣ вѣтви. Остальные парные придатки скрыты между створками панцыря, вытянутаго назадъ въ длинную иглу. Часть ихъ обращена въ ротовые органы (жвала и челюсти), развитые сравнительно слабо, а часть представляетъ ножки съ расширенными поверхностями, покрытыми очень тонкимъ хитиномъ и играющими роль жабръ. Такихъ ножекъ бываетъ отъ четырехъ до шести паръ. Задній конецъ тѣла вытянуть и снабженъ двумя когтями, у основанія которыхъ открывается анальное отверстіе. Кишечникъ проходитъ черезъ все тѣло, образуя въ переднемъ отдѣлѣ пару слѣпыхъ выростовъ железистаго характера. Надъ нимъ наблюдается небольшое, очень быстро сокращающееся сердце. Кровь циркулируетъ не въ кровеносныхъ сосудахъ, а прямо въ полостяхъ между органами. Выдѣленіе совершается при посредствѣ особой, такъ называемой «скорлупной», железки, открывающейся наружу недалеко отъ ротового отверстія. По бокамъ кишечника лежатъ половые органы. Выше него у самки находится большая выводковая полость, въ которую откладываются яйца.

У большинства видовъ наблюдается чередованіе партеногенетическаго размноженія съ оплодотвореніемъ. Въ теченіе извѣстнаго періода встрѣчаются исключительно самки, которыя и откладываютъ въ свою выводковую камеру большее или меньшее количество неоплодотворенныхъ яицъ. Изъ послѣднихъ развиваются вновь партеногенетическія самки. Только черезъ нѣсколько поколѣній появляются самцы. Послѣдніе у дафній отличаются отъ самокъ сравни-

тельно сильно развитыми антеннами первой пары (рис. 66). Кроме того первая пара ножек снабжена у них двумя придатками—крючковиднымъ и щетинковиднымъ; наконецъ, спинной край панцыря представляется не выпуклымъ, какъ у самки, а почти прямымъ. Такая конфигурація тѣла вполне понятна, если мы вспомнимъ объ отсутствіи у самцовъ выводковой полости.

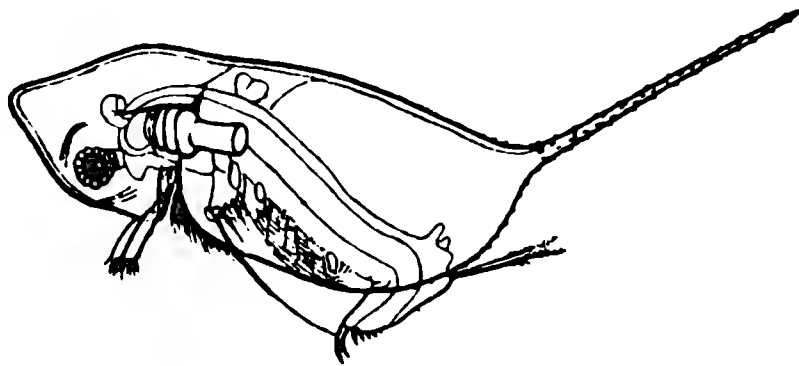


Рис. 66. *Daphnia* (*Hyalodaphnia*) *cuscullata* Sars—самецъ.
(По Лиллиеборгу).

Вслѣдъ за появленіемъ самцовъ

совершается актъ оплодотворенія, и вмѣсто партеногенетическихъ (такъ называемыхъ «лѣтнихъ» яицъ) образуются особые покоящіеся («зимнія») яйца. Послѣднія

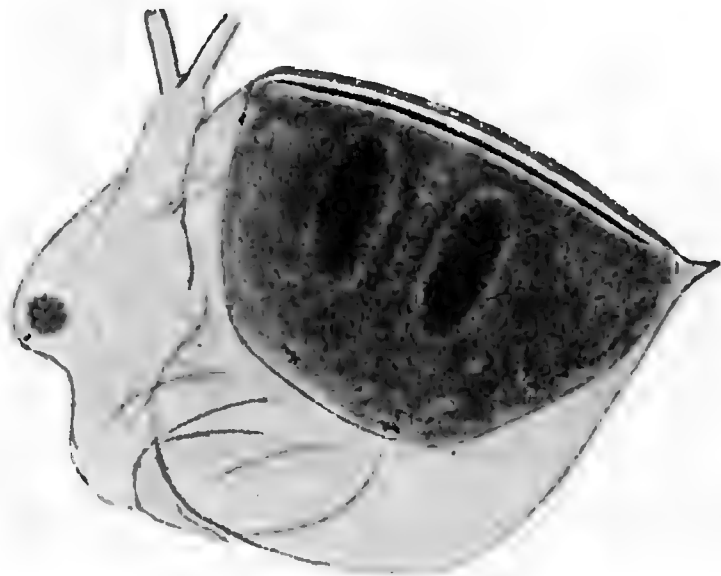


Рис. 67 *Ephyrium Daphnia*
pulex. (По Вольфу).

для большей сохранности заключены въ «сѣдлышкахъ», еphyrium (рис. 67), представляющихъ специальное видоизмѣненіе спинной стороны створокъ дафніи. Изъ такого яйца, послѣ большаго или меньшаго періода покоя, вновь выходятъ пар-

теногенетическія самки, и циклъ начинается сначала.

Изъ числа отдѣльныхъ семействъ надо остановиться на семействѣ *Holopediidae* съ видомъ *Holopedium*

gibberum, характернымъ для болѣе сѣверныхъ холодныхъ водоемовъ (рис. 68). Его тѣло заключено въ очень нѣжную двустворчатую желатинозную капсулу.

Наиболѣе богато видами семейство *Daphnidae*. Типичный родъ этого семейства — *Daphnia* — представленъ въ планктонѣ специальными видами. Рассмотрѣнная нами выше форма принадлежитъ къ числу

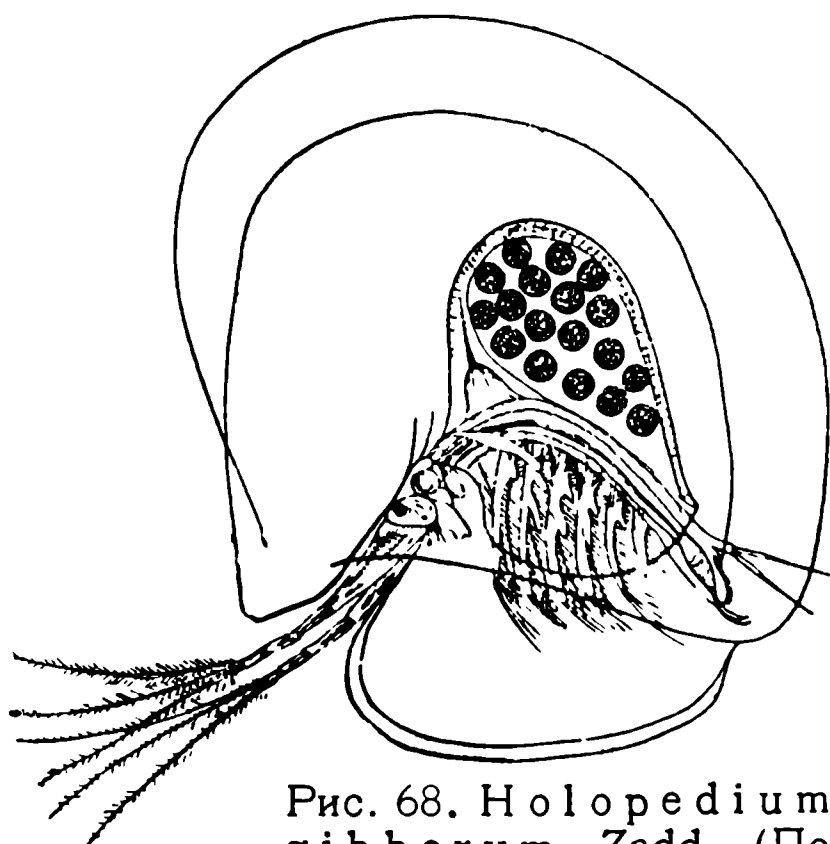


Рис. 68. *Holopedium gibberum* Zadd. (По Лиллиеборгу).

очень обыкновенныхъ въ озерахъ. Въ мелкихъ водоемахъ, на примѣръ, въ прудахъ, ее замѣщаетъ гораздо болѣе тяжелая, массивная *Daphnia pulex*.

Виды дафній отличаются чрезвычайно сильной измѣнчивостью, почему прежде въ систематикѣ этого ро-

да царила путаница; каждый изслѣдователь по нѣсколькимъ найденнымъ имъ экземплярамъ описывалъ новые виды. Мы въ состояніи болѣе или менѣе ориентироваться во всей этой массѣ старыхъ видовъ только теперь, когда начали тщательно разбираться въ біологіи и въ циклахъ дафній и когда экспериментальнымъ путемъ удалось вывести другъ отъ друга такія формы, которыя ранѣе считались самостоятельными видами. Часть ихъ оказалась сезонными

разновидностями сравнительно немногихъ основныхъ формъ, часть представляетъ разновидности мѣстныя. Изъ другихъ родовъ семейства Daphnidae надо упомянуть прудовую форму *Ceriodaphnia* (рис. см. ниже), а также *Simoscephalus*, своеобразную тяжелую форму, окрашенную въ желтый цвѣтъ и свойственную по большей части водоемамъ, богатымъ растительностью.

Очень большую роль въ планктонѣ играетъ также семейство Bosminidae, представители котораго въ общемъ (кромѣ нѣкоторыхъ разновидностей) склонны къ болѣе крупнымъ водоемамъ. Ихъ оригинальной отличительной особенностью является хоботообразно вытянутая передняя часть головы, съ которой у самки неподвижно слиты длинныя антенны первой пары. Виды, принадлежащія къ этому семейству, точно также склонны къ образованию многочисленныхъ варіететовъ. Типичный представитель — *Bosmina*

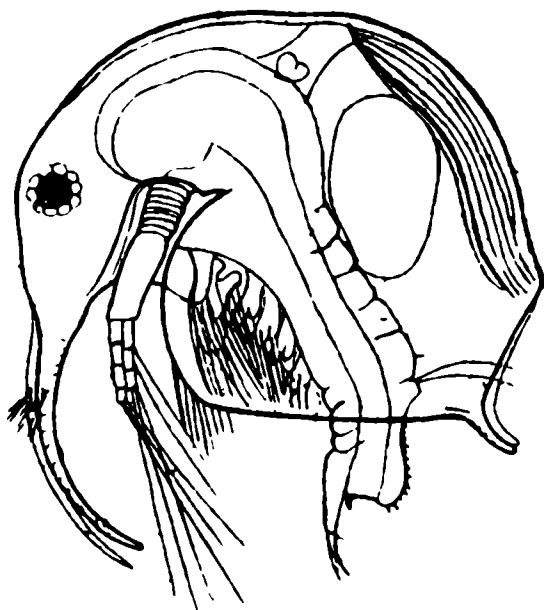


Рис. 69. *Bosmina longirostris* O. F. M. (По Лиллиеборгу).

(рис. 69). (См. также ниже рисунокъ *Bosminopsis*).

Очень многочисленно по числу представителей семейство Chydoridae, голова которыхъ впереди обыкновенно заканчивается рѣзко выраженнымъ клювомъ. Добавочный глазокъ часто достигаетъ значительной величины. Впрочемъ, бѣольшая часть видовъ этого семейства свойственна не столько планктону, сколько мелкимъ водоемамъ, особенно болотнаго типа, или

донной зонѣ. Иногда, однако, они появляются и въ планктонѣ; такъ, на примѣръ, нахожденіе въ замѣтномъ количествѣ *Chydorus sphaericus* (рис. 70) служитъ

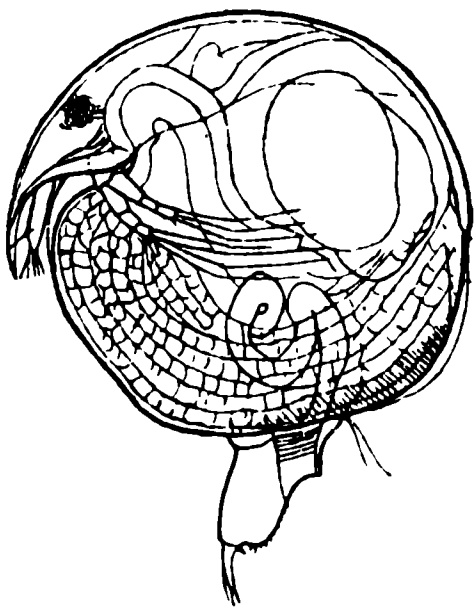


Рис. 70. *Chydorus sphaericus* O.F.M.
(По Лиллиеборгу).

указаніемъ на то, что данное озеро, заростая, начинаетъ подходить къ типу болѣе мелкихъ водоемовъ.

Особнякомъ, и не только по строенію, но, повидимому, и по происхожденію, стоятъ два послѣднихъ семейства: *Polyphemiidae* и *Leptodoridae*. У относящихся къ нимъ родовъ раковина сведена до небольшого образованія, служащаго только въ качествѣ выводковой камеры.

Большая часть тѣла остается, такимъ образомъ, непокрытой. *Polyphemus* (рис. 71) отличается громаднымъ глазомъ, курьезно изогнутымъ тѣломъ и обширной выводковой камерой, обычно набитой множествомъ зародышей, число которыхъ легко пересчитать по ихъ чернымъ глазкамъ. Въ половой періодъ эта форма пріобрѣтаетъ очень красивую окраску съ преобладаніемъ синихъ и фіолетовыхъ тоновъ. Она, повидимому, сѣвернаго происхожденія, но въ нашемъ районѣ уже приспособилась къ обитанію въ очень мелкихъ и, слѣдовательно, теплыхъ водоемахъ. Другой родъ этого семейства—

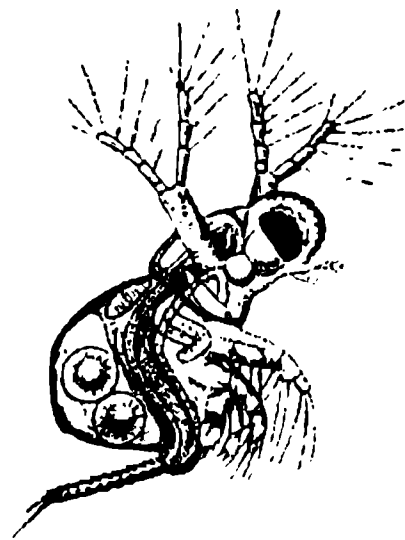


Рис. 71. *Polyphemus pediculus* L.
(По Ламперту).

Bythotrephes (рис. 72)—отличается чрезвычайнымъ удлинениемъ задняго конца тѣла. Онъ тоже выходецъ съ сѣвера, сохранилъ свою склонность къ болѣе холоднымъ и глубокимъ водоемамъ и поэтому въ озерахъ не заходитъ далеко на югъ. Въ средней Россіи Московская губернія оказывается самымъ южнымъ пунктомъ его распространенія.

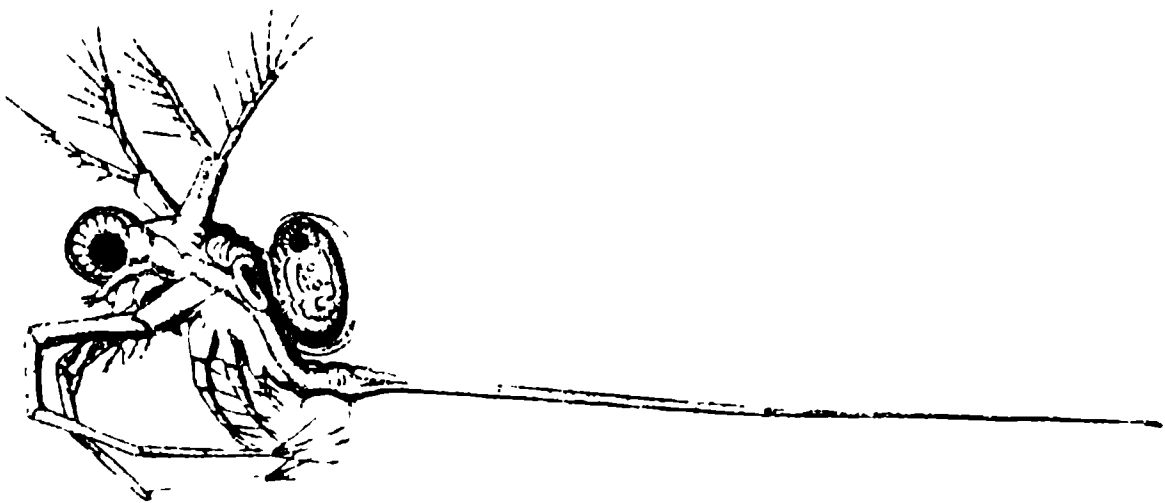


Рис. 72. *Bythotrephes longimanus* Leyd. (По Ламперту).

Представительница послѣдняго семейства—*Leptodora Kindtii* (рис. 15)—отличается поразительной прозрачностью своего тѣла, хотя не всегда является обитательницей озеръ, а иногда попадаетъ и въ очень небольшихъ водоемахъ. Тѣло ея настолько прозрачно, что въ общей массѣ планктона, несмотря на относительно значительные размѣры (до 10 mm.), ее можно замѣтить простымъ глазомъ только благодаря вызываемымъ ея сильными движеніями токамъ воды, увлекающимъ за собою другіе организмы планктона. Голова *Leptodora* сильно вытянута, добавочнаго глазка нѣтъ. Характерно существованіе личинки типа наупліуса.

Пор. ВЕСЛОНОГІЯ РАКООБРАЗНЫЯ, (COPEPODA).

Веслоногія ракообразныя не имѣютъ створокъ, покрывающихъ тѣло; послѣднее членисто и раздѣлено на головогрудь и брюшко. На переднемъ концѣ его расположенъ единственный непарный глазъ. Органомъ плаванія служатъ уси-

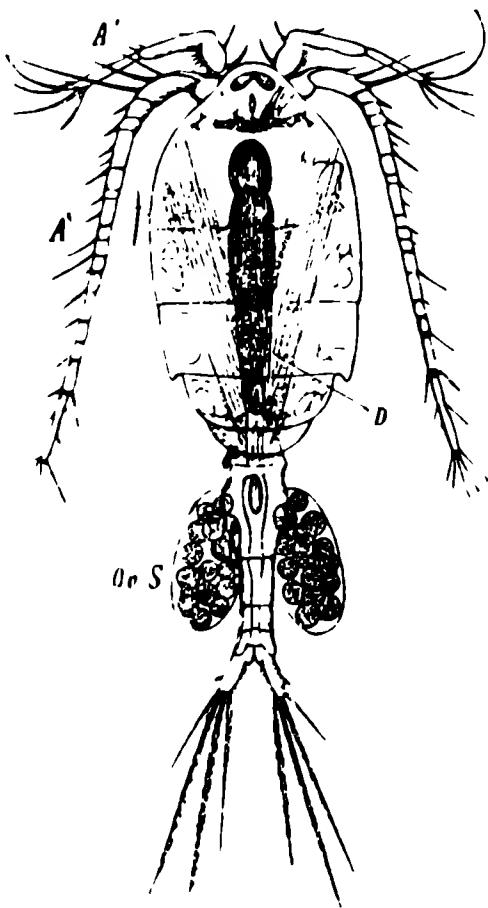


Рис. 73. *Cyclops fuscus* Jur. (coronatus). (По Клаусу).

ки первой пары (см. рис. 73), а усики второй пары сравнительно невелики. Ротовая часть жевательная. Ножки на головогрудь расширенныя, двувѣтвистыя, служатъ для передвиженія, а также и для дыханія. Брюшко оканчивается развѣтвленіемъ—«вилкой». По бокамъ его, когда самка достигаетъ зрѣлости, висятъ два мѣшка съ отложенными въ нихъ яйцами (у *Diaptomus* такой мѣшокъ одинъ, непарный). На средней

линіи брюшка у самки расположенъ сѣмепріемникъ, имѣющій очень разнообразную форму и играющій большую роль въ систематикѣ этихъ ракообразныхъ. Въ непосредственномъ сосѣдствѣ съ сѣмепріемникомъ самцы во время совокупленія приклеиваютъ наполненные сѣменемъ сперматофоры. Внутренняя организація *Copepoda* еще проще, чѣмъ у *Cladocera*; у нѣкоторыхъ формъ (*Canthocamptus*) отсутствуетъ даже сердце.

Изъ яицъ выходятъ личинки, не похожія на взрослыхъ *Soropoda*; у нихъ всего три пары членистыхъ придатковъ (взрослыя формы имѣютъ ихъ гораздо больше). Такія личинки называются наупліусами. Благодаря малому количеству придатковъ часть ихъ служить одновременно и для плаванія, и въ качествѣ ротовыхъ органовъ. Дальнѣйшее превращеніе совершается постепенно—на заднемъ концѣ тѣла нарастаютъ все новые и новые членики, на которыхъ также развиваются парные придатки.

Въ тѣлѣ планктонныхъ веслоногихъ часто наблюдаются крупныя капли жира, служащія гидростатическимъ приспособленіемъ.

Свободно-живущихъ прѣсноводныхъ *Soropoda* (въ общемъ гораздо болѣе однообразныхъ, чѣмъ морскія) существуетъ три семейства. Изъ нихъ въ составъ планктона входятъ только два: *Cyclopidae*—представителемъ ихъ является *Cyclops*, различные виды котораго встрѣчаются во всевозможныхъ водоемахъ, и *Diaptomidae*, отличающіеся отъ предшествующаго семейства значительно болѣе длинными усиками первой пары.

Среди *Soropoda* есть также довольно много паразитическихъ формъ, живущихъ на прѣсноводныхъ рыбахъ. Немногія изъ нихъ сохраняютъ способность къ плаванію и изрѣдка попадаютъ въ планктонъ. Чаше другихъ встрѣчаются единичныя особи *Argulus foliaceus*—карпоѣда, отличающагося отъ другихъ *Soropoda* широкимъ, листообразнымъ брюшкомъ, сложными парными глазами и присосками, развившимися изъ второй пары челюстей.

Пор. СКОРЛУПЧАТЫЯ РАКООБРАЗНЫЯ (OSTRACODA).

Тѣло короткое, нечленистое. Обычно присутствует непарный глазокъ. Членистыхъ придатковъ всего семь паръ, изъ которыхъ на голову приходится пять. Усики первой и второй пары приспособлены къ передвиженію по субстрату, хотя могутъ, производя довольно рѣзкія движенія, служить и для плаванія. Обычно организмъ долго въ открытой водѣ не держится и быстро опускается на дно. Съ боковъ эти ракообразныя покрыты двумя плотно смыкающимися створками. Послѣдняя пара конечностей, служитъ для удаленія постороннихъ частицъ со внутренней поверхности створокъ и поэтому изогнута вверхъ. Въ планктонѣ Ostracoda попадаются рѣдко, какъ случайный элементъ.

Пор. УСОНОГІЯ РАКООБРАЗНЫЯ (CYRRIPEDIA).

Это сидячія морскія животныя, тѣло которыхъ подъ вліяніемъ образа жизни настолько видоизмѣнено, что на первый взглядъ ихъ даже трудно принять за ракообразныхъ. Однако ихъ личинки носятъ характеръ наупліусовъ, нѣсколько своеобразной формы. Въ морскомъ планктонѣ въ извѣстные періоды года такіе наупліусы играютъ очень большую роль. Однако есть нѣсколько пунктовъ, въ особенности въ непосредственной близости Чернаго моря, гдѣ баланусы (Balanus — одинъ изъ родовъ этого порядка) приспособились къ прѣсной водѣ и гдѣ, слѣдовательно, ихъ наупліусы могутъ встрѣчаться среди обычныхъ

представителей прѣсноводнаго планктона. Въ Россіи баланусы найдены въ озерѣ Палеостомъ около Поти, а также въ Днѣстрѣ и въ лагунахъ дельты Дуная.

Пор. ВЫСШІЯ РАКООБРАЗНЫЯ (MALACOSTRACA). I

Высшія ракообразныя отличаются отъ предшествующихъ порядковъ опредѣленнымъ и постояннымъ числомъ члениковъ тѣла. На головогрудь у нихъ всегда приходится 13 сегментовъ, а на брюшко — семь (только у одного рода восемь).

Подпор. Расщепленноногихъ ракообразныхъ (Schizopoda).

Грудь этихъ ракообразныхъ покрыта панцыремъ. Особенно характернымъ признакомъ является двувѣтвистость всѣхъ грудныхъ ножекъ (у высшихъ раковъ наблюдается тенденція утратить этотъ примитивный признакъ). На грудныхъ ножкахъ расположены бахромчатые жаберы.

Представители этой группы живутъ по большей части въ моряхъ. Однако они встрѣчаются и въ прѣсныхъ водахъ, хотя здѣсь представляютъ собою или реликтовые, или же недавно выселившіяся изъ моря формы, такъ какъ наблюдаются исключительно въ водоемахъ соотвѣтствующаго такому происхожденію характера (въ Россіи—Ладожское и Онежское озера, Кагуль и Ялпухъ въ устьяхъ Дуная, низовья Волги). Живя по большей части въ глубокихъ донныхъ зонахъ водоема, мизиды въ извѣстное время появляются во

всѣхъ его слояхъ (*Mysis relicta*¹⁾, по наблюденіямъ Замптера и Вольтнера).

Подпор. Десятиногихъ ракообразныхъ (*Decapoda*).

У представителей этой группы пять заднихъ паръ грудныхъ конечностей служатъ въ качествѣ ножекъ и одновѣтвисты.

Во взросломъ состояніи, за исключеніемъ нѣкоторыхъ морскихъ формъ, *Decapoda* не входятъ въ составъ планктона, но зато морской планктонъ иногда изобилуетъ личинками разныхъ высшихъ раковъ (мы видѣли выше рисунокъ одной изъ нихъ, носящей названіе «зоеа», стр. 11). Въ прѣсныхъ водахъ такого явленія не наблюдается, такъ какъ прѣсноводные раки, подобно многимъ другимъ организмамъ, утратили свободно живущую личинку; соотвѣтствующія стадіи развитія проходятся ими въ яйцевыхъ оболочкахъ.

Подпор. Амфиподъ (*Amphipoda*).

У *Amphipoda* членики груди, кромѣ самыхъ переднихъ, свободны и не слиты съ головой въ «головогрудь». Заднія ножки брюшка обычно сильно развиты и служатъ для плаванія. Щита, покрывающаго передній отдѣлъ тѣла, не существуетъ.

Изъ прѣсноводныхъ представителей этой группы наиболѣе извѣстенъ бокоплавъ — *Gammarus pulex*; въ средней Россіи онъ встрѣчается въ немногихъ

¹⁾ Рисунокъ *Mysis relicta* смотри далѣе, стр. 100.

водоемахъ, гораздо распространеннѣе онъ въ водахъ Приуралья. Наиболѣе интереснымъ по фаунѣ гаммаридъ представляется Байкальское озеро, въ которомъ имѣется множество видовъ гаммаридъ; многіе изъ нихъ встрѣчаются исключительно въ Байкалѣ. Гаммариды въ общемъ представляютъ донныхъ животныхъ, однако одинъ изъ байкальскихъ видовъ (*Macrohectopus braniczii*) является настоящимъ планктоннымъ организмомъ.

II) ПАУКООБРАЗНЫЯ.

Изъ паукообразныхъ въ водной средѣ распространены представители группы водныхъ клещей—*Hydracarina*. Это типичные обитатели береговой зоны, а также мелкихъ и

болотистыхъ водоемовъ, но два изъ нихъ—*Atax crassipes* (рис. 73) и *Curvipes rotundus*—постоянные члены планктона. Планктонные клещи, по сравненію съ береговыми формами, отличаются бѣльшими размѣрами ножекъ, которыя при этомъ покрыты многочисленны-

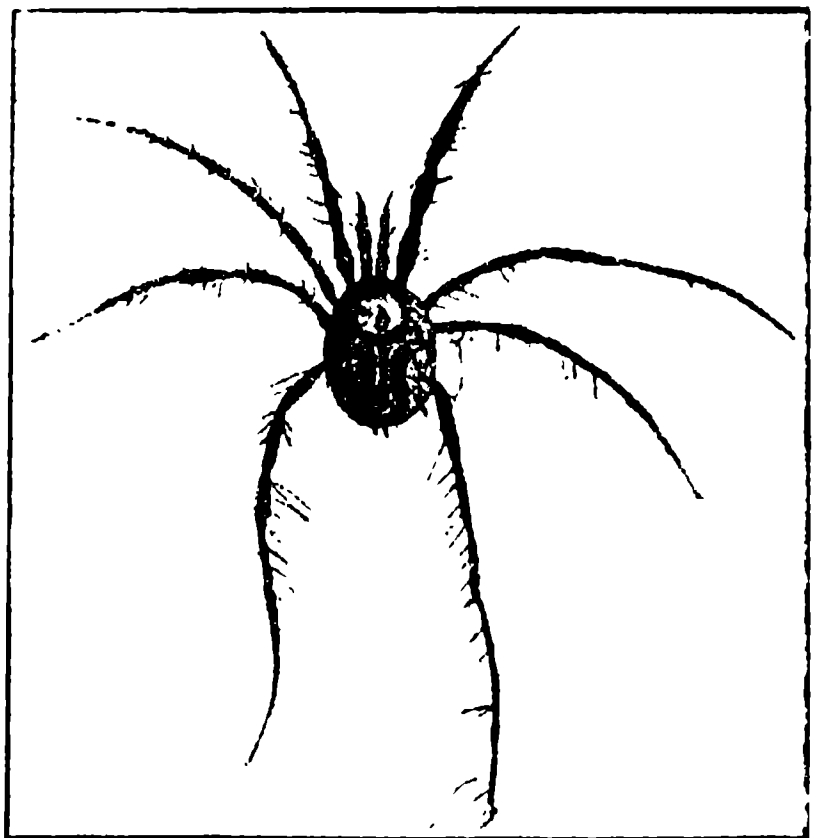


Рис. 74. *Atax crassipes* O. F. M.
(По Апштейну).

ми волосками. Понятно, что такое строеніе является приспособленіемъ къ пелагическому образу жизни.

12) НАСѢКОМЫЯ.

Въ составъ планктона насѣкомыя не входятъ. Единственное исключеніе представляетъ личинка такъ наз. комарика—*Corethra*; она массами попадаетъ въ планктонъ прудовъ, часта и въ озерахъ, причемъ въ лѣтнее время держится въ глубокихъ слояхъ. Ея тѣло стекловидно прозрачно, что соотвѣтствуетъ планктонному образу жизни. Надо указать однако что и тѣ особи, которыя встрѣчаются въ очень мелкихъ водоемахъ—лужахъ и ямахъ, обладаютъ такой же прозрачностью (рис. 16, стр. 17).

13) МОЛЛЮСКИ.

Взрослые моллюски иногда входятъ въ составъ

морского планктона. Въ прѣсныхъ водахъ этого не бываетъ. Но и въ морскомъ планктонѣ гораздо бѣольшую роль, чѣмъ сами моллюски, играютъ ихъ свободно-живущія личиночныя формы (такъ называемый «велигеръ»). Прѣсноводные моллюски утратили такую стадію и развиваются безъ превращеній. Поэтому ихъ значеніе въ

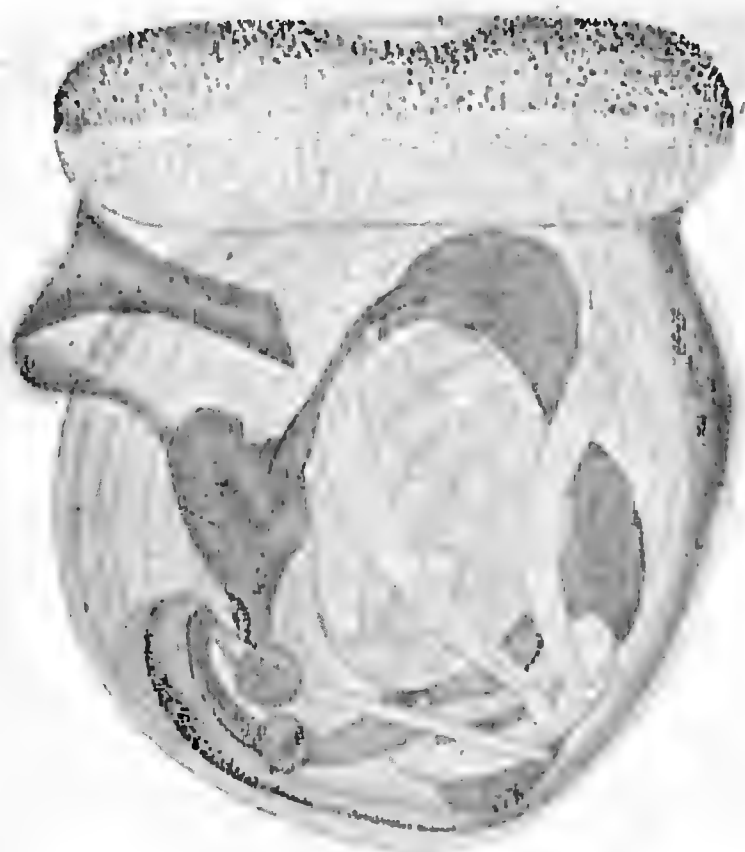


Рис. 75. Личинка (veliger) *Dreissensia polymorpha* Pall. (По Мейзенгеймеру, изъ Штейера).

планктонѣ сведено къ нулю. Только одна форма, еще

недавно переселившаяся изъ морской среды въ прѣсную, — *Dreissensia polymorpha* — имѣетъ подвижную личинку (рис. 75). Въ извѣстное время года, когда наступаетъ развитіе этой стадіи, велигеры *Dreissensia* играютъ въ планктонѣ населенныхъ ею рѣкъ значительную роль.

Иглокожія и оболочники въ прѣсныхъ водахъ вообще не встрѣчаются.

Нѣкоторыя изъ рыбъ также могутъ быть отнесены къ планктоннымъ организмамъ (напримѣръ, снѣтокъ), но объ этихъ животныхъ и отношеніи ихъ къ планктону намъ придется говорить ниже въ спеціальной главѣ.

III.

БІОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦІЯ ПЛАНКТОНА.

Планктонъ любого водоема состоитъ, конечно, изъ организмовъ, далеко не всегда однородныхъ въ біологическомъ отношеніи. Отсюда возникаетъ стремленіе раздѣлить эти организмы на опредѣленныя группы съ біологической точки зрѣнія. Мы остановимся на классификаціи, установленной для озернаго планктона, такъ какъ она наиболѣе разработана и въ нѣкоторыхъ случаяхъ съ извѣстными измѣненіями была перенесена на другіе типы водоемовъ.

Истинно-планктонными организмами мы называемъ такіе, которые всю свою активную жизнь проводятъ въ открытой водѣ. Только яйца ихъ и вообще покоящіяся стадіи могутъ опускаться на дно, да и то это происходитъ далеко не всегда. Такъ, напримѣръ, развивающіяся безъ періода покоя, «лѣтнія» яйца планктонныхъ животныхъ обыкновенно не откладываются въ воду; они или остаются прившенными къ тѣлу животнаго (коловратки); или же помѣщаются въ особыхъ полостяхъ (вѣтвистоусыя). Иногда и сами яйца обладаютъ спеціальными при-

способленіями, мѣшающими ихъ погруженію; мы уже ранѣе описывали такое яйцо у коловратки *Synchaeta stylata* (рис. 10). Наконецъ, извѣстны и такіе случаи, когда яйцо подвѣшивается откладывающимъ его животнымъ къ какой-либо планктонной водоросли.

Большая часть организмовъ, описанныхъ нами въ предыдущей главѣ, можетъ служить примѣромъ этой біологической группы.

Подъ названіемъ временно-планктонныхъ организмовъ мы подразумѣваемъ тѣ формы, которыя проводятъ въ пелагическомъ состояніи только извѣстный періодъ своей жизни, на примѣръ, личиночный, а остальное время обитаютъ въ иной средѣ. Таковъ сидячій моллюскъ *Dreissena polymorpha*, который въ опредѣленное время даетъ массу личинокъ (рис. 75), заполняющихъ собою планктонъ Волги. Взрослая форма описанной выше *Corethra* представляетъ воздушное насѣкомое. Наконецъ, корне-ножки, живущія на днѣ многихъ водоемовъ, иногда развиваютъ газовыя вакуоли и всплываютъ въ верхніе слои воды.

Пассивно-планктонные организмы по своему строенію, собственно говоря, уже не являются планктонными, такъ какъ не могутъ плавать сами, а ведутъ сидячій образъ жизни, пользуясь въ качествѣ субстрата другими организмами. Таковы различные виды сувоекъ, которыя сидятъ не только на планктонныхъ водоросляхъ, но и на животныхъ. Такъ, на примѣръ, онѣ иногда покрываютъ циклоповъ настолько густо, что крайне стѣсняютъ ихъ движенія; циклопъ, обремененный такой ношей, плаваетъ

тяжелыми, неуклюжими скачками. Такую же пассивно-лимнетическую жизнь ведутъ нѣкоторыя инфузоріи—Suctoria.

Случайно-планктонныя организмы. Сюда относятся формы, которыя вообще не свойственны планктону, но попадаютъ въ него случайно, главнымъ образомъ благодаря дѣйствию вѣтра, теченіямъ и вообще движеніямъ воды. Очевидно, чѣмъ спокойнѣе стоитъ вода въ какомъ-либо водоемѣ, тѣмъ менѣе въ составѣ его планктона случайныхъ видовъ. Въ озерахъ ихъ всего больше вблизи устьевъ рѣкъ. Кромѣ движеній воды на количествѣ случайно-планктонныхъ формъ могутъ отражаться и другіе факторы, какъ, напримѣръ, большее или меньшее развитіе береговыхъ зарослей, богатство донной жизни и т. п.

Систематическій составъ этой біологической группы, конечно, самый разнообразный и непостоянный; онъ вполне зависитъ отъ общаго характера водоема.

Псевдопланктономъ мы называемъ различныя частицы, плавающія въ водѣ и съ планктономъ собственно не имѣющія ничего общаго. Это—различныя мелкіе органическіе обломки (детритъ), сброшенные шкурки личинокъ насѣкомыхъ, пыльца хвойныхъ растений, иногда образующая на поверхности водоемовъ налеты свѣтло-желтаго цвѣта и т. п. Хотя всѣ эти объекты не относятся къ живымъ организмамъ, тѣмъ не менѣе они могутъ имѣть большое значеніе для жизни водоема, такъ какъ при разложеніи способны сильно вліять на химическій составъ воды, обогащая ее органическими веществами и поглощая для процессовъ окисленія кислородъ. Послѣднее наблюдалось и въ нѣкоторыхъ водоемахъ Россіи: въ тѣ

годы, когда въ водѣ появлялось значительное количество детрита, она сильно бѣднѣла кислородомъ.

Въ нѣкоторыхъ случаяхъ извѣстные элементы псевдопланктона появляются періодически; такимъ образомъ можетъ установиться опредѣленная закономерность, опредѣляющая его вліяніе на жизнь остального планктона. Такую періодичность мы наблюдаемъ для детрита, его массовое появленіе въ озерахъ часто совпадаетъ съ возникновеніемъ полной вертикальной циркуляціи, которая поднимаетъ детритъ со дна. Еще болѣе строга періодичность для пыльцы хвойныхъ растеній, что понятно само собой.

«Центробѣжный» планктонъ (*Zentri-fugenplankton*). Почти всѣ упоминавшіеся нами организмы ловятся при посредствѣ обычныхъ планктонныхъ сѣтей. Оказалось однако, что въ составъ планктона входитъ значительный процентъ настолько мелкихъ существъ, что они проходятъ чрезъ отверстія даже самыхъ густыхъ номеровъ шелковаго сита, для этихъ сѣтей примѣняемаго (см. ниже главу о гидробиологической методикѣ). На это обстоятельство первоначально обратили вниманіе изслѣдователи морского планктона, а именно Ломанъ (*Lohman*). Путемъ тщательныхъ наблюденій онъ показалъ, что чрезъ шелковое сито проходитъ масса такихъ мелкихъ формъ морского планктона, какъ, напримѣръ, *Tintinnopsis* или многія *Peridineae*; Ломанъ иллюстрировалъ свои наблюденія рядомъ очень доказательныхъ рисунковъ, показывающихъ сравнительные размѣры ячей сѣти и этихъ существъ (рис. 76).

Чтобы провѣрить, насколько велика эта утеря, были поставлены опыты съ фильтраціей, но особенно удобнымъ оказалось центрифугированіе планктона, для

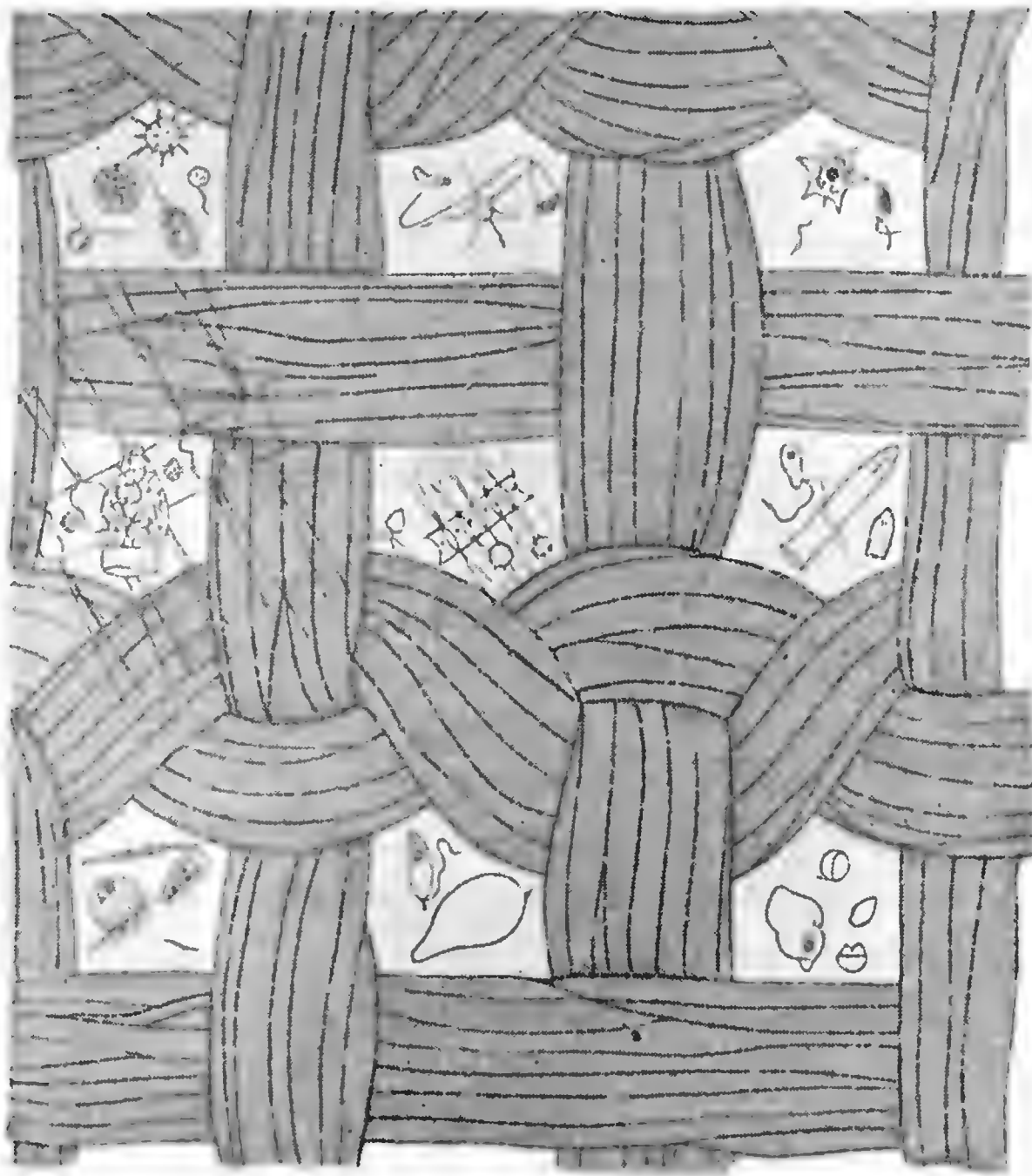


Рис. 76. Часть Мельничнаго газа № 20 и нѣкоторые организмы морского наннопланктона, для показанія относительныхъ размѣровъ ячей газа и этихъ организмовъ. (По Ломану).

чего построень даже спеціальный приборъ «Planktopokrit». Въ результатъ выяснилось, что въ морѣ роль мельчайшихъ организмовъ, главная масса которыхъ проходитъ чрезъ планктонную сѣть, весьма велика.

Ломанъ присвоилъ этой группѣ названіе «нано-планктонъ», чаще ее зовутъ, по методу выдѣленія, «центробѣжный планктонъ» — «Zentrifugenplankton». Послѣ этого открытія обратили вниманіе на прѣсныя воды; оказалось и здѣсь то же самое. Рядъ лицъ произвелъ изслѣдованія въ различныхъ водоемахъ, и въ результатѣ и для прѣсноводнаго планктона пришлось признать наряду съ планктономъ, ловимымъ сѣтью (Netzplankton), наличность еще и «центробѣжнаго планктона». Въ нѣкоторыхъ случаяхъ, впрочемъ, для установленія этого факта не надо никакихъ специальныхъ изслѣдованій; иногда приходится наблюдать, что совершенно зеленая вода, проходя чрезъ планктонную матерію, ничего на ней не оставляетъ и выходитъ изъ сѣти, сохраняя тотъ же ярко-зеленый цвѣтъ. Прѣсноводный «центробѣжный планктонъ» состоитъ изъ бактерій, солнечниковъ, крошечныхъ жгутиконосныхъ (голыхъ хризомонадъ, Gymnodinium), зооспоръ водорослей и т. п. Диффенбахъ, внимательно изучавшій «центробѣжный планктонъ» нѣкоторыхъ прудовъ Германіи, указываетъ для одного изъ нихъ слѣдующіе виды:

<i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Menoidium pellucidum</i>
<i>Chilomonas paramecium</i>	<i>Mallomonas acaroides</i>
<i>Trachelomonas volvocina</i>	<i>Raphidium polymorphum</i> ,

кромѣ того нѣкоторыя другія формы и значительное количество зооспоръ.

IV.

ПРОИСХОЖДЕНІЕ ПРѢСНОВОДНАГО ПЛАНКТОНА.

Несомнѣнно, что прѣсноводный планктонъ, какъ определенное біологическое сообщество, возникъ чрезвычайно давно. Въ первыя эпохи своего существованія онъ, вѣроятно, имѣлъ очень мало общаго по систематическому составу съ современнымъ планктономъ, но біологическія черты его были тѣ же самыя. Поэтому вопросъ о происхожденіи прѣсноводнаго планктона, какъ таковаго (а не современныхъ систематическихъ группъ, его составляющихъ), пришлось бы отнести къ самымъ первымъ эпохамъ существованія жизни на землѣ и связать его съ вопросомъ о происхожденіи фауны прѣсныхъ водъ вообще. При этомъ мы оказались бы въ крайне затруднительномъ положеніи, такъ какъ о такихъ отдаленныхъ періодахъ мы почти ничего не знаемъ и должны были бы ограничиться только гипотезами большей или меньшей степени вѣроятности.

Въ виду этого намъ лучше съузить нашу задачу на выясненіи происхожденія современныхъ группъ планктонныхъ организмовъ. Тогда вопросъ становится значительно проще. Быть можетъ, мы будемъ въ

правѣ сказать, что современный планктонъ прѣсныхъ водъ ведетъ свое начало отъ морскихъ существъ,— хотя во многихъ случаяхъ далеко не непосредственно.

Прѣсноводный планктонъ отличается въ систематическомъ отношеніи отъ морского главнымъ образомъ въ отрицательномъ смыслѣ, по отсутствію извѣстныхъ группъ, что и понятно, такъ какъ не всѣ группы морскихъ планктонныхъ организмовъ оказались въ состояніи приспособиться къ прѣсной водѣ. Специально прѣсноводныхъ группъ планктона, наоборотъ, очень мало. Кромѣ того, если мы отбросимъ сомнительную возможность существованія первично-прѣсноводныхъ организмовъ, то откуда, если не изъ моря, могли они возникнуть. Остается, впрочемъ, еще одна возможность—съ суши. Но такимъ путемъ могло произойти очень немногое. Въ сущности говоря, изъ безпозвоночныхъ животныхъ въ прѣсную воду съ суши переселились только водныя насѣкомыя (иногда лишь на личиночный періодъ своего существованія), да легочные моллюски. Но ни та, ни другая группа не входитъ въ составъ планктона, за исключеніемъ одной *Corethra*. Всѣ же остальные планктонные организмы будутъ вести свое происхожденіе отъ морскихъ формъ.

Постепенное приспособленіе послѣднихъ къ прѣсной водѣ совершалось въ разныя эпохи, и, конечно, мы не можемъ считать всѣхъ представителей прѣсноводнаго планктона возникшими одновременно. Часть ихъ болѣе стараго происхожденія, часть еще и сейчасъ находится «на переходномъ положеніи». Въ настоящее время мы наблюдаемъ выселеніе изъ моря не

планктонныхъ формъ, а почти исключительно донныхъ (береговыхъ), но это именно и представляется для насъ поучительнымъ, такъ какъ мы вовсе не должны думать, что прѣсноводный планктонъ возникъ непосредственно отъ представителей морского планктона. Несомнѣнно, гораздо болѣе значительную роль въ этомъ отношеніи играла донная фауна береговой полосы, представители которой уже позже—по переходѣ въ прѣсныя воды—измѣнили свой характеръ. Съ примѣрами такого рода мы встрѣтимся ниже.

Наиболѣе удобными мѣстами для перехода являются, конечно, тѣ, гдѣ имѣется налицо болѣе или менѣе значительное опрѣсненіе моря и гдѣ такимъ образомъ создаются подходящія условія для постепеннаго приспособленія къ прѣсной водѣ. Въ различныя геологическія эпохи эти пункты могли сильно мѣняться. Въ наше время мы встрѣчаемъ такіа мѣста въ устьяхъ бодьшихъ тропическихъ рѣкъ, изливающихъ въ океанъ массы воды. Съ другой стороны, то же можетъ происходить и въ полярныхъ странахъ, гдѣ благодаря періодическому таянію льдовъ и массамъ воды, приносимымъ весною рѣками, наступаютъ иногда сильныя мѣстныя опрѣсненія. Такъ, на примѣръ, въ заливѣ Диксона въ Карскомъ морѣ зимою наблюдается та же соленость, что и въ открытомъ океанѣ, а лѣтомъ полые воды Енисея опрѣсняютъ его до 0,3% солености. Факторъ таянія льда долженъ былъ играть очень большую роль въ ледниковыя эпохи и непосредственно послѣ нихъ, когда благодаря ему опрѣснялись громадныя участки моря.

Удобными районами для приспособленія морскихъ организмовъ къ опрѣсненію являются также моря,

соединенныя съ океанами только узкими проливами и снабжаемая при посредствѣ рѣкъ большими количествами прѣсной воды. Однимъ изъ морей, въ которомъ указанные процессы идутъ въ очень большихъ размѣрахъ, оказывается Черное море; поэтому то въ рѣкахъ его бассейна мы часто встрѣчаемся съ фактомъ проникновенія въ нихъ морскихъ животныхъ.

Цѣлый потокъ средиземноморскихъ организмовъ стремится въ Черное море¹⁾. При переходѣ въ послѣднее эти переселенцы подвергаются первому отбору, когда изъ соленого глубиннаго теченія Босфора попадаютъ въ болѣе прѣсныя воды самого Чернаго моря; уже здѣсь погибаетъ большое количество формъ. Но, чтобы попасть къ устьямъ крупныхъ южно-русскихъ рѣкъ, напримѣръ, Днѣпра, необходимо подвергнуться отбору еще разъ, такъ какъ воды Одесскаго залива опрѣснены еще значительнѣе. Въ результатъ Черное море оказывается «огромной лабораторіей, въ которой природа морскихъ животныхъ преобразуетъ въ животныхъ прѣсноводныхъ». Такому превращенію могутъ подвергнуться только такъ называемыя «эвригалинныя» формы (т.-е. способныя переносить различную степень концентраціи солей), въ то время какъ формы «стеногалинныя» (требующія для себя болѣе или менѣе определенной крѣпости раствора) вымираютъ. Въ этой естественной «лабораторіи» природа завела свои эксперименты очень далеко. Когда Пельзенеръ началъ ставить надъ взятыми изъ Средиземнаго моря орга-

¹⁾ Очень значительный процентъ населенія послѣдняго состоитъ изъ такихъ переселенцевъ, иногда болѣе или менѣе видоизмѣненныхъ.

низмами опыты приученія къ прѣсной водѣ, то ему, несмотря на значительные успѣхи, все же не удалось довести ихъ до такихъ слабыхъ растворовъ, въ которыхъ тѣ же животныя въ данное время нормально живутъ въ водахъ Одесскаго залива.

Въ результатъ такой дѣятельности Чернаго моря мы наблюдаемъ въ ближайшихъ его окрестностяхъ очень много морскихъ выходцевъ. Таковы: упоминавшійся нами выше моллюскъ—*Dreissensia*, распространившійся по рѣкамъ (Дунай), баланусы въ рядѣ различныхъ водоемовъ, nereиды и немертины въ озерѣ Палеостомъ, мшанка *Membranipora Lakrouasi* въ устьяхъ Дуная, моллюски *Monodacna* и *Adacna* въ Днѣпрѣ, на довольно большомъ разстояніи отъ его устья.

Рядъ переселенцевъ такого же рода мы находимъ и въ Волгѣ (*Mysidae*, *Corophium*, немертины, *Dreissensia* и т. д.). Въ рѣку Виндаву на 2—2,5 версты отъ устья проникаетъ одинъ изъ представителей полихетъ.

Я остановился болѣе подробно на русскихъ водоемахъ, но, понятно, не только въ наши воды проникаютъ переселенцы; то же самое встрѣчается и во многихъ другихъ пунктахъ. Такъ, на примѣръ, въ рѣкѣ Ортойре (на Тринидадѣ) Кеннель въ восьми англійскихъ миляхъ отъ устья, гдѣ никогда не бываетъ морской воды, нашелъ слѣдующій интересный комплексъ морскихъ организмовъ: на камняхъ цѣлыя скопленія моллюсковъ изъ семейства *Mytilaceae*, *Pholas*, *Lumbriconereis*, много рачковъ *Palaemon* и еще нѣсколько другихъ ракообразныхъ.

Необходимо, конечно, чтобы организмъ приспособлялся къ измѣненію солености постепенно, при

слишкомъ рѣзкихъ и внезапныхъ переменъ мы не получимъ ничего, кромѣ его гибели. Подобная картина наблюдалась при прорытіи Кильскаго канала. Первоначально послѣдній былъ населенъ исключительно прѣсноводной фауной, но послѣ открытія въ него вторглась морская вода. Прѣсноводные организмы не выдержали этого и вымерли чрезвычайно быстро. Интересно, что даже *Dreissensia polymorpha*, сама только недавно приспособившаяся къ прѣсной водѣ, погибла при внезапномъ возвращеніи въ соленую.

Разсмотрѣнные нами случаи проникновенія морскихъ животныхъ въ прѣсныя воды относятся къ явленіямъ активнаго переселенія, и эти существа заслуживаютъ названія активныхъ переселенцевъ или «иммигрантовъ». Нѣсколько иной характеръ носятъ такъ называемыя «реликтовые» формы. Это не «фауна проникновенія», а «фауна выживанія». Представимъ себѣ отдѣлившійся отъ моря и сдѣлавшійся проточнымъ водоемъ, — въ болѣе или менѣе непродолжительномъ времени онъ долженъ будетъ обратиться въ прѣсный. Въ результатъ всѣ тѣ организмы, которые окажутся недостаточно пластичными, вымрутъ; сохранятся только способные перенести это измѣненіе условій. Возможно, что подъ вліяніемъ послѣдняго они образуютъ специально прѣсноводныя разновидности. Такія формы носятъ названіе «реликтовыхъ»; тѣмъ же терминомъ обозначаются и водоемы описаннаго характера ¹⁾. Въ Россіи изъ реликтовыхъ озеръ наиболѣе хорошо изслѣдовано Ладожское; Онежское

¹⁾ Конечно, реликтовые организмы, приспособившись въ одномъ водоемѣ, позже могутъ распространиться гораздо болѣе широко.

относится къ тому же типу. Характернымъ для нихъ реликтовымъ животнымъ является *Mysis* (рис. 77), а также нѣкоторыя другія ракообразныя. Прежде считали за реликтовый водоемъ также и Байкаль, но современныя геологическія данныя не позволяютъ въ настоящее время придерживаться такого воззрѣнія.

Такимъ образомъ мы видимъ, что на нашихъ глазахъ происходитъ переходъ морскихъ организмовъ

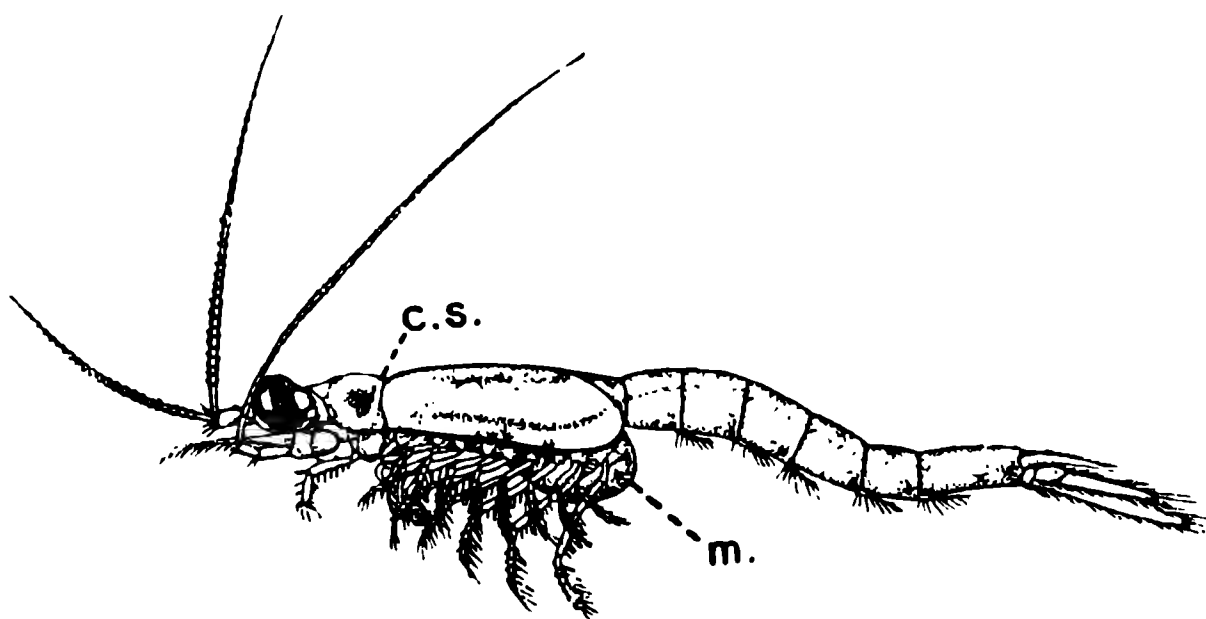


Рис. 77. *Mysis relicta* (По Сарсу, изъ Калмана).

въ прѣсныя воды; естественно, что онъ совершался и въ прежнія времена и что почти всѣ обитатели прѣсныхъ водоемовъ морского происхожденія.

Посмотримъ теперь, нѣтъ ли какой-нибудь возможности, хотя бы приблизительно, опредѣлить относительную древность различныхъ группъ прѣсноводнаго планктона.

При современномъ состояніи науки это можно сдѣлать только въ отношеніи нѣкоторыхъ группъ, но этого для насъ достаточно, такъ какъ намъ важно дать общее понятіе о тѣхъ основаніяхъ, которыми можно руководиться при попыткахъ подобнаго рода.

Въ вопросѣ о томъ, насколько древняго происхожденія тѣ или иные планктонные организмы, можетъ имѣть значеніе степень сходства ихъ съ ближайшей родственной морской группой. Очевидно, болѣе новыми являются тѣ, которые сохранили бѣльшее сходство съ морскими родичами. Не надо только переоцѣнивать значеніе этого признака; должно помнить, что существуютъ, съ одной стороны, виды пластичные, легко поддающіеся измѣненіямъ, а съ другой — очень стойкія формы, остающіяся совершенно неизмѣнными въ теченіе долгихъ геологическихъ періодовъ. Съ указанной точки зрѣнія *Copepoda*, на примѣръ, представляются группой болѣе молодой, чѣмъ *Cladocera*, такъ какъ прѣсноводные представители первыхъ гораздо ближе къ своимъ морскимъ сородичамъ, чѣмъ представители *Cladocera* къ своимъ (исключеніе составляютъ два рода *Cladocera*, о которыхъ придется говорить далѣе).

Есть еще одно соображеніе, которое можетъ играть важную роль въ интересующемъ насъ вопросѣ. Уже при систематическомъ обзорѣ организмовъ планктона мы обратили наше вниманіе на то, что съ переселеніемъ въ прѣсныя воды морскія животныя въ большинствѣ случаевъ утрачиваютъ чрезвычайно распространенную среди нихъ способность образовывать свободноплавающія личинки (а также и пелагическія яйца). Правило это имѣетъ очень широкое примѣненіе. Если мы съ точки зрѣнія этого критерія попробуемъ оцѣнить наше опредѣленіе сравнительной древности *Copepoda* и *Cladocera*, то придемъ къ совершенно сходнымъ результатамъ. *Copepoda*, какъ болѣе молодая группа, обладаетъ свободно плавающими личин-

ками—наупліусами, а Cladocera уже успѣли утратить ихъ и проходятъ соотвѣтствующую стадію въ яйцѣ. Правда, среди послѣднихъ имѣется одна форма, имѣющая наупліусовидную подвижную личинку—*Leptodora kindtii* (рис. 78),—но за это многіе авторы и считаютъ

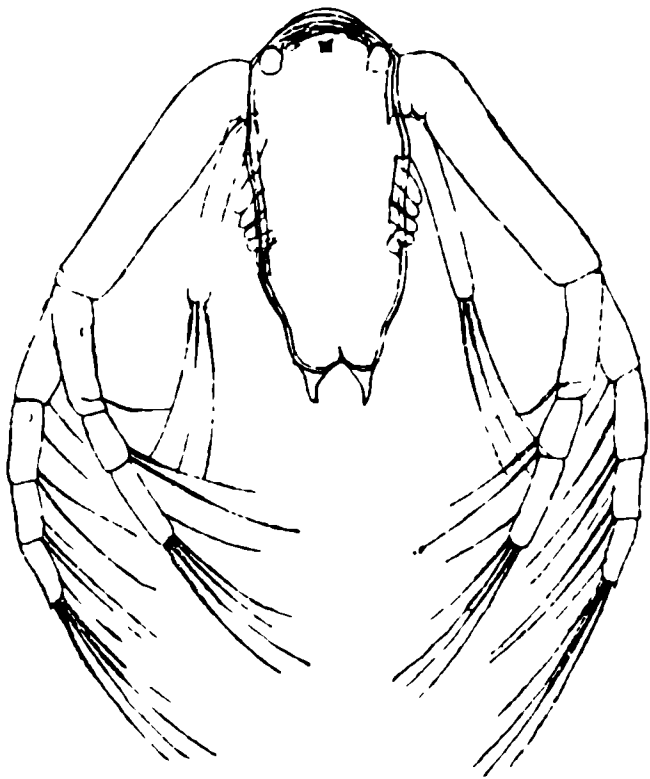


Рис. 78. Личинка *Leptodora kindtii*. (По Лиллиеборгу).

ее болѣе новой, предполагая, что ея предки позже, по сравненію съ остальными Cladocera, приспособились къ прѣсной водѣ ¹⁾. *Dreissensia*—самый молодой изъ нашихъ прѣсноводныхъ моллюсковъ—одинъ только сохранилъ велигерообразную стадію подвижной личинки, столь распространенную среди моллюсковъ морскихъ.

Если отдѣльныя формы переселялись въ прѣсныя воды разновременно, то, конечно, въ прежнія эпохи составъ планктона могъ представляться чрезвычайно отличнымъ отъ современнаго. Къ сожалѣнію, геологія не даетъ намъ почти ничего о составѣ ископаемаго прѣсноводнаго планктона (кроме діатомей, отличающихся стойкостью своихъ оболочекъ). Но нѣкоторыя черты его мы всетаки можемъ себѣ представить. Прежде всего въ его составъ не

¹⁾ Не слѣдуетъ думать, что предки какой-либо систематической группы прѣсноводныхъ организмовъ выселились изъ моря единовременно, наоборотъ, такой переходъ могъ совершаться много разъ и во многихъ мѣстахъ.

должны были входить болѣе новыя группы, и, наоборотъ, вѣроятно, входили такія, которыя теперь отсутствуютъ. Въ вторыхъ, древній планктонъ долженъ былъ имѣть слѣдующую характерную біологическую черту. Въ современныхъ водоемахъ виды смѣняютъ другъ друга, выпадая по временамъ, при переходѣ въ покоящееся состояніе, изъ состава планктона; въ прежнія же эпохи въ разные періоды года планктонъ, вѣроятно, обогащался большимъ количествомъ личинокъ. Послѣднія принадлежали не только самимъ планктоннымъ организмамъ (какъ теперь наупліусы), но и многочисленнымъ существамъ, не относившимся къ планктону во взросломъ состояніи (такія личинки, какъ велигеры, зоеа и т. д.). А такъ какъ подобныя личинки часто развиваются въ громадномъ количествѣ ¹⁾, то и общая картина планктона отдаленныхъ эпохъ могла быть очень своеобразна. Личинки не-планктонныхъ существъ должны были играть очень значительную роль въ общей экономіи планктона.

Теперь остановимся на вопросѣ, представляются ли прѣсноводные планктонные организмы прямыми потомками морского планктона, или же ихъ происхождение можетъ быть и иного характера. Павези—первый изслѣдователь, писавшій на тему о происхожденіи прѣсноводнаго планктона,—предполагалъ, что всѣ тѣ озера, въ которыхъ есть лимнетическая жизнь, являются остатками морей, т.-е. реликтовыми водоемами по современной терминологіи. Такимъ образомъ, по

¹⁾ Вспомнимъ, что и теперь личинки только одной дрейссены, далеко не густо населяющей Волгу, въ извѣстный періодъ совершенно заполняютъ собою волжскій планктонъ.

его мнѣнію, прѣсноводный планктонъ произошелъ непосредственно отъ морского. Однако позднѣйшія изслѣдованія показали такое широкое распространѣніе планктонныхъ организмовъ, что пришлось бы признать всѣ прѣсноводныя озера реликтовыми, что, конечно, недопустимо по геологическимъ соображеніямъ. Наконецъ, Креднеръ точно установилъ понятіе реликтоваго водоема, и предложенное Павези толкованіе стало невозможнымъ.

Весь морской планктонъ можно подраздѣлить на планктонъ прибрежной зоны—неритическій—и планктонъ открытаго моря—океаническій. Они значительно отличаются другъ отъ друга; океаническій состоитъ изъ такъ называемыхъ «голопланктонныхъ» формъ, проводящихъ всю свою жизнь въ открытой водѣ, неритическій же—, главнымъ образомъ, изъ организмовъ, въ тотъ или иной періодъ своей жизни биологически связанныхъ съ дномъ. Переходъ изъ одной области въ другую ведетъ обычно къ гибели. Нѣжные представители океаническаго планктона гибнутъ въ сосѣдствѣ берега отъ различныхъ столкновеній съ твердыми предметами, а неритическія формы, унесенныя въ открытое море, черезъ нѣкоторое время погибаютъ, не находя періодически нужнаго для нихъ субстрата.

Если говорить о связи прѣсноводнаго планктона съ морскимъ, то, конечно, именно съ неритическимъ; это ясно и по самому мѣсту жизни послѣдняго и по бѣльшему взаимному сходству. Такъ, на примѣръ, двѣ главныя группы прѣсноводнаго планктона—коловратки и Cladocera—въ морѣ живутъ только въ неритической зонѣ, а въ океанической

представляютъ исключеніе. Кромѣ того надо отмѣтить, что прибрежная зона вообще является тѣмъ источникомъ жизни, который поставляетъ, какъ въ прѣсныя воды, такъ и въ открытый океанъ, новыя формы. Необходимо однако имѣть въ виду, что послѣднія не столько создаются на счетъ неритического планктона, сколько являются потомками обитателей донной зоны. Въ виду этого лучше всего говорить о происхожденіи прѣсноводнаго планктона отъ организмовъ прибрежной зоны моря вообще, не подчеркивая непосредственной связи съ неритическимъ планктономъ.

Несомнѣнно, что бóльшая часть современныхъ прѣсноводныхъ представителей планктона прошла черезъ стадію обитателей дна и, весьма вѣроятно, жила и въ морѣ въ качествѣ донныхъ организмовъ. Такъ, напримѣръ, *Diffugia limnetica* какъ форма, строящая домики изъ песка и имѣющая громадное количество родственныхъ видовъ исключительно доннаго характера, должна была, очевидно, имѣть и предковъ такого же типа; теперь же это постоянный членъ озернаго планктона. Совершенно иного происхожденія прѣсноводные виды *Tintinnoidea* (рис. 46, 47)—инфузорій, которыя очень многочисленны въ морѣ, живутъ и въ солоноватыхъ водахъ (*Tintinnopsis*), а въ прѣсныхъ имѣютъ сравнительно немногихъ представителей. Послѣдніе, вѣроятнѣе всего, являются прямыми потомками морскихъ планктонныхъ организмовъ.

Рядъ животныхъ, прежде чѣмъ стать планктонными организмами, прошелъ черезъ стадію сидячаго образа жизни. Съ цѣлой группой такого рода мы познакомились при разсмотрѣніи коловратокъ отряда

Rhizota. Здѣсь же надо упомянуть нѣкоторыхъ инфузорій, какъ, напримѣръ, *Staurophrya elegans* или *Epistylis rotans*, вся организація которыхъ говоритъ за ихъ прежнюю сидячую жизнь.

Нѣкоторыя формы и въ данное время переживаютъ періодъ приспособленія къ смѣнѣ мѣста обитанія. Особенно часто мы можемъ встрѣтиться съ этимъ въ озерахъ у организмовъ прибрежной зоны, которымъ постоянно приходится поневолѣ попадать въ пелагическую область въ качествѣ случайно-планктонныхъ формъ. Мы уже ранѣе имѣли случай говорить о *Chydorus sphaericus*, который свойствененъ планктону небольшихъ водоемовъ и мелкихъ озеръ, а въ планктонѣ большихъ обыкновенно не встрѣчается. Однако наблюденія надъ его біологіей показываютъ, что онъ, повидимому, постепенно приспособляется къ пелагической области. Лѣтомъ онъ уходитъ въ озеро и тамъ размножается партеногенетически. Къ осени *Chydorus* возвращается къ берегу и проходитъ здѣсь половой періодъ ¹⁾; поэтому ему даже придаютъ названіе «лѣтне-пелагической» («sommerpelagische») формы.

Такимъ образомъ весьма вѣроятно, что представители современныхъ планктонныхъ организмовъ, исходя въ конечномъ счетѣ изъ моря, далеко не всегда имѣютъ своими предками морскія планктонныя существа. Наоборотъ, во многихъ случаяхъ, какъ мы видимъ по приведеннымъ примѣрамъ, они возникли

¹⁾ Какъ болѣе или менѣе общее правило, извѣстно, что къ періоду полового размноженія животныя имѣютъ обыкновеніе возвращаться въ условія, являющіяся для нихъ болѣе первобытными.

и не отъ планктонныхъ формъ, и не какъ планктонныя формы. Съ этимъ вполне согласуется и тотъ фактъ, что при наблюденіяхъ надъ переселеніемъ морскихъ существъ въ прѣсныя воды, мы гораздо чаще встрѣчаемся съ переселеніемъ донныхъ формъ. Характерно также и то, что въ береговой зонѣ озеръ всегда имѣются организмы, близкіе въ родственномъ отношеніи къ планктоннымъ; это лишній разъ указываетъ намъ на роль береговой прѣсноводной фауны въ происхожденіи планктона. И въ прѣсной водѣ, какъ и въ морской, береговая зона—мѣсто творчества новыхъ формъ. Борьба за существованіе вытѣсняетъ отсюда часть организмовъ, они постепенно привыкаютъ къ пелагической жизни и приспособляются къ утилизаціи новыхъ, еще не использованныхъ источниковъ пищи. Для нѣкоторыхъ случаевъ были уже сдѣланы попытки построить генетическіе ряды, показывающіе постепенный ходъ этого процесса; такъ, напримѣръ, совсѣмъ недавно такой рядъ былъ построенъ Саксе для коловратокъ. Онъ начинается береговой формой *Notops brachionus* и заканчивается пелагической *Anuraea*.

V

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНІЕ ПЛАНКТОНА.

Послѣ того, какъ извѣстные организмы вошли въ составъ прѣсноводнаго планктона, они, конечно, могли болѣе или менѣе далеко распространиться отъ мѣста своего первоначальнаго появленія. Въ рѣдкихъ случаяхъ мы встрѣчаемъ такое узкое распространеніе какого-либо вида, которое указываетъ на почти полную неспособность его расселиться далѣе исходнаго пункта. Таково, напримѣръ, ракообразное *Limnocalanus macrurus*, средства распространенія котораго, какъ активныя, такъ и пассивныя, ничтожны. Съ другой стороны мы знаемъ планктонные организмы, у которыхъ эти средства, повидимому, неограниченны; многія коловратки, напримѣръ, живутъ буквально повсюду, — ихъ находятъ въ планктонныхъ ловахъ изъ всѣхъ частей свѣта.

При благопріятныхъ условіяхъ расселеніе можетъ итти чрезвычайно быстро; классическимъ примѣромъ можетъ служить уже извѣстная намъ *Dreysensia polymorpha*. Главными центрами распространенія этого моллюска явились Каспійское и Черное моря. Первоначально процессъ шель чисто пассивно—мол-

люскъ прикрѣплялся къ днищамъ судовъ и переносился съ ними. Такъ дѣло продолжалось до тѣхъ поръ, пока *Dreissensia* не достигла верховьевъ рѣчныхъ системъ, впадавшихъ въ указанные моря. Оттуда—опять-таки благодаря содѣйствию человѣка—черезъ каналы она перешла въ верховья другихъ системъ. Здѣсь къ способу расселенія при помощи судовъ присоединился другой, болѣе быстрый,—при посредствѣ свободно плавающихъ планктонныхъ личинокъ, сносимыхъ внизъ теченіемъ рѣкъ. Такимъ путемъ процессъ пошелъ еще энергичнѣе, и въ результатѣ *Dreissensia* распространилась по всему материку Европы и даже перешла въ Англію. На все это потребовалось очень короткое время—въ предѣлы Западной Европы эта форма проникла менѣе, чѣмъ сто лѣтъ тому назадъ.

Изъ двухъ основныхъ способовъ распространенія активный способъ для планктонныхъ существъ играетъ сравнительно малую роль. Это видно изъ того, что водные микроорганизмы, лишенные пассивныхъ способовъ расселенія, распространены въ гораздо болѣе узкихъ областяхъ, чѣмъ формы, такими способами обладающія.

Пассивный способъ свойствененъ очень многимъ организмамъ планктона. Для этой цѣли по большей части служатъ различныя покоящіяся стадіи — споры, цисты, а у животныхъ такъ называемыя «зимнія» яйца. Послѣднія обычно обладаютъ грубыми оболочками, а кромѣ того иногда бываютъ одѣты дополнительными образованіями, которыя еще болѣе усиливаютъ защиту яйца отъ пересыханія, рѣзкихъ колебаній температуры и другихъ вредныхъ внѣш-

нихъ вліяній. Примѣромъ такихъ образованій могутъ служить описанныя выше «сѣдлышки» дафній.

Переносъ организма или покоящейся его стадіи текущей водой можетъ содѣйствовать распространенію въ сравнительно узкой области. Также въ предѣлахъ одной водной системы могутъ разносить ту или иную форму и рыбы. Многія покоящіяся стадіи способны очень хорошо переносить пребываніе въ кишечномъ каналѣ послѣднихъ. Сопротивляемость внѣшнимъ воздѣйствіямъ яицъ нѣкоторыхъ ракообразныхъ настолько велика, что ихъ удавалось оживать, вынимая изъ кишечника рыбы, которая нѣкоторое время пролежала въ растворѣ формалина.

Гораздо бѣльшее значеніе для широкаго распространенія организма могутъ имѣть птицы; до известной степени и здѣсь принимаетъ участіе кишечный каналъ¹⁾, но гораздо важнѣе прилипаніе различныхъ покоящихся стадій къ перьямъ птицъ и ихъ лапкамъ. Примѣры нахожденія на ногахъ птицъ болѣе крупныхъ водныхъ животныхъ (пѣвковъ, плоскихъ червей) общеизвестны съ давнихъ временъ. Встрѣчали въ такихъ же условіяхъ и яйца планктонныхъ организмовъ, на примѣръ, Cladocera. Дѣйствительно, иногда бываютъ случаи географическаго распредѣленія послѣднихъ, не объяснимые или, по крайней мѣрѣ, трудно объяснимые помимо вліянія птицъ. Однако не для всѣхъ организмовъ птицы имѣютъ одинаковое значеніе. Нѣкоторые авторы стремятся свести его до минимума для *Copepoda*, особенно для *Diap-*

¹⁾ Помѣщая сухой пометъ водныхъ птицъ въ дистиллированную воду, удавалось выводить изъ находящихся въ немъ цистъ различныхъ амѣбъ и инфузорій.

tomidae. Яицъ представителей этого порядка на птицахъ не находили ни разу; кромѣ того есть факты изъ области географическаго распредѣленія *Copropoda*, которые не вяжутся съ представленіемъ о сколько-нибудь значительной роли птицъ въ ихъ распространеніи. Такъ, напримѣръ, въ альпійскихъ водоемахъ, хотя они и служатъ станціей летящимъ съ сѣвера птицамъ, нѣтъ многихъ арктическихъ діатомидъ, несмотря на большое сходство этихъ водоемовъ съ водоемами далекаго сѣвера. Въ горныхъ озерахъ Европы мы находимъ рядъ видовъ того же семейства, имѣющихъ очень узкое распространеніе;—если бы птицы разносили ихъ, то, конечно, они не были бы заключены въ такія тѣсныя, опредѣленные границы.

Изъ другихъ летающихъ животныхъ распространенію планктонныхъ организмовъ — понятно, на сравнительно небольшія разстоянія—могутъ способствовать также водные жуки. На ихъ тѣлѣ часто находили различныхъ представителей діатомей, протококковыхъ водорослей и т. д.

Еще шире можетъ итти расселеніе при посредствѣ вѣтра. Конечно этотъ факторъ особенно важенъ для обитателей мелкихъ, часто пересыхающихъ водоемовъ (напримѣръ, степныхъ). Организмамъ рѣкъ и озеръ гораздо рѣже представляется случай воспользоваться этимъ способомъ.

Рина Монти прослѣдила постепенное заселеніе новообразовавшагося водоема (въ области Альпъ). Первыми появились водоросли, особенно діатомеи. Далѣе онѣ стали разнообразнѣе, завелись бактеріи и животныя. Послѣднія первоначально были не планктоннаго

характера (корненожки, *Tardigrada*, *Canthocamptus*), только позже развились настоящие представители планктона—коловратки и веслоногія ракообразныя. Наконецъ, появленіе *Cladocera* отмѣтило послѣдній этапъ развитія планктона.

Несмотря на чрезвычайно широкое, часто совершенно космополитическое распространеніе многихъ организмовъ планктона, мы тѣмъ не менѣе имѣемъ полное право говорить о «географіи планктона». Дѣло въ томъ, что далеко не всѣ группы представляются распространенными столь равномерно,—для различныхъ видовъ и родовъ *Copepoda* и *Cladocera* существованіе опредѣленныхъ зоогеографическихъ границъ доказано съ несомнѣнностью. Мы уже упоминали, что среди діаптомидъ горныхъ водоемовъ Европы есть формы съ очень узкимъ райономъ распространенія. Родъ *Diaptomus* имѣетъ рядъ самостоятельныхъ африканскихъ, индійскихъ, сѣверо- и южно-американскихъ видовъ. На Новой Зеландіи живетъ нигдѣ болѣе не встрѣчающійся родъ *Metaboskelia*, относящійся также къ діаптомидамъ. Главную составную часть байкальскаго планктона представляетъ эндемическій видъ *Copepoda*—*Epischura baikalensis*. Такихъ примѣровъ для ракообразныхъ можно подобрать сколько угодно. Не для всѣхъ группъ планктонныхъ организмовъ это можно сдѣлать съ такой же легкостью, но при болѣе тщательномъ изученіи мы всегда найдемъ факты, интересные съ географической точки зрѣнія. Среди коловратокъ, въ общемъ очень космополитичныхъ, есть однако группа формъ (*Notholca longispina*

и нѣкоторыя другія), которыя широко распространены въ озерахъ сѣверной половины умѣреннаго пояса нашего полушарія, а къ югу подвигаются только тамъ, гдѣ для этого есть удобныя условія, напримѣръ, идущія на югъ и богатые различными водоемами горныя цѣпи.

Наконецъ, даже при изученіи космополитовъ, мы встрѣчаемся съ любопытными явленіями, указывающими на существованіе мѣстныхъ расъ или «біологическихъ видовъ». Намъ придется въ спеціальной главѣ говорить о тѣхъ различіяхъ въ жизненномъ циклѣ и въ ходѣ размноженія, которыя наблюдаются у представителей однихъ и тѣхъ же видовъ подъ разными широтами. Тамъ же мы будемъ имѣть случай остановиться на такъ называемыхъ сезонныхъ варіаціяхъ (главнымъ образомъ, у коловратокъ и Cladocera) и убѣдиться, что въ разныхъ мѣстностяхъ подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій у одного и того же вида эти варіаціи могутъ носить совершенно своеобразный характеръ.

Что касается установленія на основаніи планктона тѣхъ или иныхъ зоо-и фито-географическихъ областей, то это дѣло находится еще въ зачаткѣ. Мы рассмотримъ только распредѣленіе планктона въ Европѣ, отчасти потому, что послѣдняя въ этомъ отношеніи изучена лучше другихъ частей свѣта, а отчасти въ виду особеннаго интереса этого вопроса. Любопытна, собственно, не столько современная картина распредѣленія, сколько тѣ процессы, въ результатъ которыхъ она сложилась. Повидимому, на ней чрезвычайно сильно отразилась ледниковая эпоха, вообще наложившая рѣзкій отпечатокъ на растительный и животный міръ

Европы. Впервые на несомнѣнную связь современнаго распредѣленія планктона съ ледниковой эпохой обратилъ вниманіе гидробиологовъ московскій профессоръ Н. Ю. Зографъ. Такъ какъ Россія (которой посвящена работа Зографа) въ то время была еще очень мало изучена въ гидробиологическомъ отношеніи, то не было возможности точно установить границы различныхъ зонъ; тѣмъ не менѣе подраздѣленія этого автора оказались настолько удачными, что позже были перенесены Штейеромъ на Западную Европу. Послѣ этого еще нѣсколько лицъ (Цшокке, Экманъ и другіе) работали надъ тѣмъ же вопросомъ. Въ настоящее время его положеніе таково.

Въ предледниковую эпоху водоемы Европы были, конечно, заселены различными планктонными организмами. Мы можемъ съ значительной степенью вѣроятности предположить существованіе слѣдующихъ характерныхъ областей для планктона той эпохи: сѣверная арктическая, среднеевропейская равнинная и альпійская. Когда наступилъ ледниковый періодъ, то и съ сѣвера, и съ альпійскихъ горъ поползли глетчеры, которые въ періодъ наибольшаго обледенѣнія почти сошлись между собой и оставили въ средней Европѣ только узкую полосу тундроваго характера (рис. 79). Въ послѣдней сложилась спеціальная флора и фауна, роль которыхъ при новомъ заселеніи Европы послѣ ея оттаиванія была очень велика. Мы остановимся исключительно на водной фаунѣ ледниковаго періода. Каковъ былъ генезисъ ея? Она составила путемъ смѣшенія цѣлаго ряда элементовъ. Изъ числа прежнихъ обитателей этого района уцѣлѣли далеко не всѣ. Часть ихъ отступила, если это было возможно,

въ болѣе теплыя области, часть вымерла, и только мало чувствительныя къ сильнымъ измѣненіямъ температуры формы (такъ называемыя «эвритермныя») могли



Рис. 79. Карта распространения ледниковъ въ Европѣ въ ледниковый періодъ (По Броуну).

сохраниться на старыхъ мѣстахъ. Но эта убыль видовъ была пополнена новыми пришельцами, а именно отступавшими передъ ледниками обитателями сѣверной арктической области и такими же выходцами изъ альпійскихъ горъ. Такъ создалась смѣшанная фауна ледниковой эпохи. Періодическія, болѣе или менѣе значительныя отступанія и новыя наступанія

ледниковъ, сопровождавшіеся соотвѣтствующими переселеніями организмовъ, содѣйствовали еще болѣе полному смѣшенію * фауны¹⁾. Впрочемъ послѣднее не было, повидимому, совершенно полнымъ: рядъ формъ, арктической характеръ которыхъ былъ выраженъ особенно строго, вѣроятно, не отходилъ далеко отъ края ледника. Такое именно распространение приписываютъ представителю *Phyllopoda*—*Lepidurus arcticus*. Въ данное время этотъ видъ является строго арктическимъ, но въ субфоссильномъ (полу-ископаемомъ) состояніи онъ былъ найденъ въ Даніи и южной Швеціи. Очевидно онъ не распространился на югъ среднеевропейской тундры, такъ какъ въ Альпахъ въ данное время его нѣтъ,—иначе при оттаиваніи Европы онъ могъ бы найти убѣжище и въ холодныхъ водоемахъ Альпійскихъ горъ. Нѣсколько иначе распредѣленъ другой видъ *Phyllopoda*—*Branchinecta paludosa*. Она также живетъ на далекомъ сѣверѣ, также отсутствуетъ въ Альпахъ, но встрѣчается въ высокихъ холодныхъ водоемахъ горной группы Татръ. Свободное отъ льда пространство между сѣвернымъ ледникомъ и Карпатами было болѣе узко, чѣмъ между тѣмъ же ледникомъ и Альпами, поэтому *Branchinecta* перешла черезъ него, а до Альпійскихъ горъ добраться не могла. Этимъ вообще объясняется бѣльшее сходство воднаго міра Карпатъ (по сравненію съ Альпами) съ обитателями водоемовъ далекаго сѣвера.

Когда наступило оттаиваніе Европы, начался новый

¹⁾ Относительно вліянія на распредѣленіе водныхъ организмовъ такъ называемыхъ «межледниковыхъ» періодовъ, допускаемыхъ многими геологами, мы не имѣемъ никакихъ данныхъ.

періодъ измѣненій въ состояніи водной фауны. Часть формъ альпійскаго и арктическаго происхожденія, а также, можетъ быть, и другіе обитатели тундровой полосы, для которыхъ пребываніе въ холодныхъ водахъ сдѣлалось насущной необходимостью, стали отступать за ледниками, съ одной стороны, на сѣверъ, а съ другой,—въ Альпы. Такимъ образомъ и создалось наблюдаемое нынѣ значительное сходство «альпійской» и «сѣверно - арктической» зоогеографическихъ областей. Неспособныя къ переселеніямъ формы могли вымереть; наконецъ, нѣкоторые виды, приспособляясь къ постепенно измѣняющимся условіямъ, продолжали свое существованіе въ болѣе теплой водѣ. Только по извѣстнымъ біологическимъ особенностямъ этихъ организмовъ мы можемъ судить о ихъ происхожденіи. По мѣрѣ того, какъ улучшался климатъ разсматриваемаго района, послѣдній началъ населяться также переселенцами изъ другихъ областей.

Такимъ образомъ современный міръ прѣсныхъ водъ Европы сложился изъ чрезвычайно различныхъ элементовъ.

Интересно выяснить, по какимъ признакамъ можно опредѣлить происхожденіе того или иного современного воднаго животнаго средней Европы и на какія группы можно разбить всѣ эти организмы, руководясь ихъ генезисомъ.

1. Прежде всего мы можемъ установить группу «арктически - альпійскихъ стено термическихъ»¹⁾ обитателей холод

¹⁾ «Стенотермическими» (въ противоположность «эвритермическимъ») мы называемъ такіе организмы, которые требуютъ опредѣленной температуры и не выносятъ рѣзкихъ ея колебаній.

н ы х ъ в о д ъ» (ихъ же иначе называютъ «ледниковыми реликтами»). Эти формы и до сихъ поръ сохранили біологическія черты, свидѣтельствующія о ихъ происхожденіи. Онѣ сильно распространены на далекомъ сѣверѣ и въ холодныхъ горныхъ водоемахъ, въ водоемахъ же равнины встрѣчаются только спорадически. Распознать ихъ можно кромѣ характера распространенія еще по слѣдующимъ біологическимъ признакамъ:

а) Живутъ въ водахъ съ постоянной низкой температурой.

б) Въ равнинныхъ озерахъ умѣреннаго пояса живутъ въ глубинахъ, а въ озерахъ холоднаго района встрѣчаются также близъ поверхности и въ береговой зонѣ; кромѣ того въ послѣднемъ районѣ могутъ жить не только въ озерахъ, но и въ очень мелкихъ водоемахъ.

в) Въ озерахъ арктическаго характера эти формы являются постоянными, неизмѣнными, въ то время какъ въ болѣе теплыхъ водоемахъ представляютъ рядъ сезонныхъ измѣненій, пріобрѣтенныхъ вторично, какъ приспособленіе къ новымъ условіямъ жизни. При этомъ зимою наблюдается возвращеніе къ первобытной арктической формѣ.

г) Если мы встрѣчаемъ въ одномъ водоемѣ цѣлый рядъ видовъ, которые по своимъ признакамъ кажутся намъ ледниковыми реликтами, то это еще болѣе усиливаетъ вѣроятность нашего толкованія.

Кромѣ этихъ признаковъ можно указать еще нѣкоторые, не имѣющіе абсолютнаго значенія, но въ соединеніи съ указанными выше, представляющіеся лишнимъ доказательствомъ того, что данныя формы «ледниковые реликты».

д) Наступленіе полового періода въ зимнее время, то есть въ средѣ, соотвѣтствующей первобытнымъ условіямъ жизни даннаго вида.

е) Бóльшая абсолютная величина сѣверныхъ формъ вида, а также зимнихъ разновидностей его по сравненію съ лѣтними.

Какъ примѣръ организмовъ этой группы можно привести извѣстныхъ ракообразныхъ; таковы нѣкоторыя дафніи и *Bythotrephes longimanus*.

II. Г р у п п а э в р и т е р м н ы х ъ, неразборчивыхъ по отношенію къ температурѣ видовъ. Это по большей части космополиты, встрѣчающіеся въ сѣверныхъ и въ южныхъ, въ горныхъ и въ равнинныхъ водоемахъ. Весьма вѣроятно, что многіе изъ нихъ жили въ Европейской равнинѣ еще въ ледниковую эпоху и, слѣдовательно, являются формами довольно древними. Однако самый космополитизмъ ихъ, не давая намъ никакихъ руководящихъ фактовъ по исторіи ихъ расселенія, мѣшаетъ болѣе подробно судить о происхожденіи каждаго отдѣльнаго вида.

III. Третья группа является для Европы уже болѣе новой. Это такъ называемые с ѣ в е р о - в о с т о ч - н ы е п е р е с е л е н ц ы. Они представляют¹⁾, какъ и ледниковые реликты, стенотермическія, требующія низкихъ температуръ, формы. Появились они однако только послѣ ледниковаго періода, когда, приспособляясь постепенно къ болѣе теплымъ водоемамъ, они двинулись съ сѣверо-востока на юго-западъ. Съ наибольшей вѣроятностью мы можемъ признавать такое происхожденіе за тѣми изъ нихъ,

¹⁾ Или по крайней мѣрѣ прежде представляли.

которые не живутъ въ южной части Скандинавскихъ горъ, такъ какъ, будь эти формы древними обитателями Европы, онѣ послѣ ледниковаго періода навѣрное пробрались бы и на Скандинавскій полуостровъ.

Нѣкоторыхъ изъ сѣверо-восточныхъ переселенцевъ мы и теперь застаемъ, такъ сказать, «въ пути». Такъ, напримѣръ, *Arus macrurus* на востокъ добрался до средней Азіи, а въ Европѣ не прошелъ еще южнѣе Архангельска. *Bosmina obtusirostris* заняла Финляндію и часть сѣверной Скандинавіи¹⁾. *Polyphemus pediculus* (рис. 71, стр. 78) настолько приспособился къ теплой водѣ, что живетъ теперь въ мелкихъ сильно прогрѣваемыхъ водоемахъ. У насъ въ средней Россіи это самая обыкновенная форма, въ Западной Европѣ она встрѣчается спорадически.

IV Четвертая группа, также болѣе новая, с т е н о т е р м и ч е с к і е т е п л о в о д н ы е о р г а н и з м ы, нуждающіеся въ болѣе или менѣе равномерной теплой водѣ. Они могли проникнуть въ среднюю Европу въ такъ называемую «эпоху литорины». Этимъ терминомъ обозначается то время послѣ ледниковаго періода, когда климатъ Европы былъ теплѣе современнаго (средняя годовая температура была выше на 2,5 градуса). Ледниковымъ реликтамъ отъ этого пришлось особенно плохо, нѣкоторые изъ нихъ даже укрывались въ холодные подземные водоемы, но зато съ юга вторглись новыя формы, склонныя къ болѣе теплой водѣ. Въ данное время условія существованія для нихъ стали значи-

¹⁾ Извѣстно одно спорадическое мѣстонахожденіе въ области Альпъ.

тельно хуже, и онѣ сохранились въ средней Европѣ лишь въ нѣкоторыхъ пунктахъ—спорадически. Къ такимъ видамъ относится рядъ *Phylloroda* (наприм., *Streptocephalus auritus*, найденный въ Россіи), а также, повидимому, нѣкоторыя коловратки (*Tetramastyx oroliensis*).

V Пятая группа состоитъ изъ морскихъ реликтовъ—о нихъ мы уже говорили выше.

VI. Существуетъ рядъ характерныхъ для Средиземноморской области формъ, которыя однако живутъ и въ средней Европѣ, въ тѣхъ немногихъ пунктахъ, гдѣ условія для нихъ сложились особенно благопріятно. Таковы различные представители рода *Diaptomus*—*D. pectinicornis*, *D. Lillieborgii* и т. п.

VII. Мѣстами, особенно въ горныхъ областяхъ, живутъ эндемическіе виды, создавшіеся, вѣроятно, благодаря изоляціи. Какъ примѣръ, можно привести *Bosmina globosa* и *Sida limnetica* въ Швеціи, *Diaptomus tatricus* въ Татрахъ.

VIII. Наконецъ, нѣкоторые авторы допускаютъ существованіе еще одной категоріи, а именно межледниковыхъ пришельцевъ съ востока. Дѣйствительно, изучая распредѣленіе водныхъ организмовъ въ Западной Европѣ (особенно *Copepoda*), мы замѣчаемъ, что восточная ея часть отличается отъ западной по присутствію ряда спеціальныхъ формъ,—повидимому, она обогатилась нѣсколько на счетъ видовъ степного характера, пришедшихъ съ востока. Это тѣмъ болѣе возможно, что въ изучаемой области въ теченіе извѣстнаго періода господствовали восточные вѣтры, дѣйствіемъ кото-

рыхъ нѣкоторые геологи (Пенкъ) объясняютъ значительныя отложенія лессоваго характера въ западной Европѣ.

Таковъ составъ фауны прѣсныхъ водоемовъ Средней Европы. Посмотримъ теперь, на какія зоогеографическія области эта часть свѣта разбивается на основаніи распредѣленія зоопланктона.

Бореосубглаціальная область. Она охватываетъ собою арктическія и горныя области Европы, фауна которыхъ, какъ мы видѣли, весьма сходна. Изъ горныхъ областей сюда несомнѣнно относятся Альпы и Карпаты, что же касается Кавказа и Пиренейскихъ горъ, то по малой ихъ изученности вопросъ объ нихъ приходится оставить открытымъ. Нижняя (въ горахъ) и южная (въ арктическихъ областяхъ) граница бореосубглаціальной области совпадаетъ болѣе или менѣе съ верхней (и сѣверной) границей хвойнаго лѣса. Экманъ провизорно раздѣляетъ эту область еще на нѣсколько подобластей, которыхъ мы касаться не будемъ; отмѣтимъ только, что горный районъ безусловно заслуживаетъ такого выдѣленія.

Область реликтовыхъ водоемовъ представляетъ полосу неправильной формы, прилежащую къ Балтійскому морю. Ея водоемы характеризуются присутствіемъ ряда реликтовыхъ видовъ. Въ Россіи она протягивается отъ Балтійскаго моря къ Бѣлому черезъ озера Ладожское и Онежское.

Третью зону представляетъ **полоса средне-европейскихъ озеръ**. Для нихъ типично присутствіе разсмотрѣнныхъ выше ледниковыхъ реликтовъ. Въ западной Европѣ она доходитъ до под-

ножія Альпъ, въ Россіи достигаетъ своей наибольшей ширины. Ея южная граница тянется приблизительно черезъ сѣверную часть Минской губерніи, далѣе совпадаетъ съ южной границей Московской и, наконецъ, идетъ къ Уралу.

Ч е т в е р т а я з о н а лежитъ южнѣе, главная ея часть, достигающая значительной ширины, находится въ предѣлахъ Россіи. Ея водоемы отличаются отсутствіемъ ледниковыхъ реликтовъ (по крайней мѣрѣ наиболѣе характерныхъ), не считая, конечно, тѣхъ случаевъ, когда они приносятся рѣками, текущими изъ предшествующей зоны.

Далѣе идетъ з о н а с т е п н ы х ъ в о д о - е м о в ъ, среди которыхъ часто попадаются солончатые, со спеціальными, свойственными имъ формами. Сѣверная граница этой области въ Россіи еще совершенно не выяснена.

Наконецъ Штейеръ устанавливаетъ для Западной Европы еще Средиземноморскую область.

До сихъ поръ мы основывались въ нашихъ разсужденіяхъ на зоопланктонъ. Подраздѣленія, предлагаемыя ботаниками для европейскихъ озеръ на основаніи фитопланктона, въ общихъ чертахъ совпадаютъ съ полученными нами результатами. Прежде всего они выдѣляютъ зону среднеевропейскихъ равнинныхъ озеръ. Для послѣднихъ признается характернымъ сильное развитіе діатомей *Melosira* и значительная роль синезеленыхъ водорослей, особенно *Aphanizomenon* и *Microcystis*. Вторая и третья зоны—альпійскія озера и озера сѣвернаго типа—ближе другъ къ другу, чѣмъ къ предшествующей зонѣ ¹⁾. Характерными об-

¹⁾ То же мы видѣли и для зоопланктона.

щими чертами ихъ являются слѣдующія: очень широкое распространение одноклѣточной зеленой водоросли *Sphaerocystis schröteri*, отсутствие *Aphanizomenon*, слабое развитие *Microcystis* и *Melosira*. Отличительнымъ признакомъ собственно альпійскихъ озеръ надо считать сильное развитие діатомей *Cyclotella*, а для озеръ сѣвернаго типа—большое количество планктонныхъ десмидіевыхъ водорослей и значительная роль *Tabellaria fenestrata*.

Мы видимъ, что на основаніи изученія распредѣленія водныхъ микроорганизмовъ Европы мы не только имѣемъ право говорить о «географіи планктона», (что нѣкоторые до послѣдняго времени оспаривали), но что на этомъ пути уже добыто не мало интересныхъ фактовъ, освѣщающихъ разсматриваемый вопросъ¹⁾.

¹⁾ Везенбергъ-Лундъ намѣчаетъ также нѣкоторыя внѣ-европейскія «Plankton-provinzien», но такъ какъ наши свѣдѣнія въ этомъ отношеніи очень недостаточны, то его дѣленія являются только провизорными и мы на нихъ останавливаться не будемъ.

VI.

ПИТАНІЕ ПЛАНКТОНА.

Если взять питаніе планктона въ его цѣломъ, то, конечно, какъ и вообще въ природѣ, накопленіе органическаго вещества выпадаетъ на долю растеній, снабженныхъ пигментомъ и могущихъ при посредствѣ фотосинтеза усваивать углекислоту и образовывать сложныя органическія соединенія. Есть и другіе источники питанія, какъ, напримѣръ, детритъ или растворенныя органическія вещества, тѣмъ или инымъ путемъ вносимыя со стороны въ область водоема, населенную планктономъ. Однако въ большинствѣ случаевъ послѣдніе источники играютъ второстепенную роль. Слѣдовательно, и въ общей экономіи планктона окрашенныя растенія являются собирателями органическаго вещества, а животныя и безцвѣтныя растенія—расточителями. Какъ мы увидимъ ниже, въ главѣ о вертикальномъ распредѣленіи планктона, водоросли, нуждаясь въ свѣтѣ, держатся главной массой въ верхнихъ слояхъ водоема. Такимъ образомъ въ послѣднемъ возникаетъ «питательный слой», въ которомъ происходитъ накопленіе органическаго вещества. Хотя животныя не нуждаются непосредственно въ свѣтѣ, но и они держатся преимущественно въ

этомъ «питательномъ слоѣ», такъ какъ здѣсь для большинства легче всего добывать пищу.

Мы остановимся на питаніи водныхъ растительныхъ организмовъ нѣсколько подробнѣе, такъ какъ оно имѣетъ большое значеніе въ вопросахъ практическаго характера, напримѣръ, при біологической оцѣнкѣ степени чистоты воды. Воспользуемся той классификаціей способовъ питанія, которую предлагают Скориковъ и Болохонцевъ въ своей работѣ по изслѣдованію Ладожскаго озера.

Они различаютъ слѣдующіе типы:

А у т о т р о ф н ы й с п о с о б ъ п и т а н і я. Источникомъ углерода является растворенная въ водѣ углекислота, разлагаемая при посредствѣ хлорофилла или подобнаго ему пигмента. Источникомъ азота служатъ минеральныя азотнокислыя или амміачныя соли.

Такое питаніе свойственно большинству планктонныхъ водорослей, обитающихъ въ болѣе или менѣе чистыхъ водоемахъ, такъ какъ тамъ больше не изъ чего добывать указанные элементы.

А м ф и т р о ф н ы й с п о с о б ъ. Углеродъ добывается также изъ углекислоты, но азотъ получается уже изъ органическихъ соединеній¹⁾. Бейеринкъ далъ названіе «пептоновыхъ водорослей» цѣлому комплексу этихъ организмовъ, могущему усваивать свой азотъ изъ пептона²⁾. Какъ примѣръ, можно привести зеленую одноклѣточную водоросль *Scenedesmus acutus*.

¹⁾ А именно тѣхъ, въ которыя азотъ входитъ въ видѣ группы NH или NH².

²⁾ Въ пептонѣ азотъ содержится въ видѣ группы NH.

М и к с о т р о ф н ы й с п о с о б ъ. Углеродъ можетъ восприниматься и изъ углекислоты, и изъ органическихъ соединеній (также при фотосинтезѣ). Азотъ усваивается изъ неорганическихъ соединеній. Этимъ путемъ способны питаться многія діатомеи, даже изъ числа тѣхъ, которыя въ обычныхъ условіяхъ имѣютъ аутотрофный способъ питанія. Замѣчено было, что въ водахъ, изобилующихъ гніющими веществами, діатомеи обладаютъ сильно поблѣднѣвшими хроматофорами,—фактъ, указывающій на значительное пониженіе функціи усвоенія углерода изъ углекислоты. Опытнымъ путемъ это соображеніе удалось подтвердить. Оказалось, что діатомеи хорошо жили въ растворахъ глицерина или винограднаго сахара, изъ которыхъ и добывали свой углеродъ. Въ то же время хроматофоры обезцвѣчивались, но не исчезали совершенно; при переносѣ въ условія аутотрофнаго питанія діатомеи вновь окрашивались.

Г е т е р о т р о ф н ы й с п о с о б ъ. Углеродъ воспринимается только изъ органическихъ соединеній. Азотъ можетъ быть и органической, и амміачный. Такимъ путемъ питаются всѣ (за очень немногими исключеніями) безцвѣтныя растенія. Къ нему же переходятъ и нѣкоторыя окрашенныя формы, потерявшія свой пигментъ подъ вліяніемъ внѣшнихъ условій.

Кромѣ указанныхъ выше веществъ, необходимыхъ для растительныхъ организмовъ планктона вообще, отдѣльныя формы или цѣлыя группы ихъ могутъ нуждаться еще въ тѣхъ или иныхъ спеціальныхъ веществахъ. Количество послѣднихъ, находящееся въ растворенномъ состояніи въ данномъ водоемѣ, опредѣ-

ляетъ собою большее или меньшее развитіе представителей такихъ группъ. Такъ, напримѣръ, діатомеи нуждаются въ кремнеземѣ. Понятно, что при отсутствіи его имъ не изъ чего будетъ строить оболочки своихъ клѣтокъ. Десмидіевыя водоросли требуютъ присутствія въ растворѣ большого количества гуминовыхъ (торфяныхъ) веществъ. Потому то онѣ и достигаютъ такого развитія въ озерахъ сѣвернаго типа, окруженныхъ торфяными болотами.

Перейдемъ теперь къ питанію животныхъ планктона. Главнымъ источникомъ пищи для нихъ являются, конечно, взвѣшенные въ водѣ пищевыя вещества. Послѣднія могутъ представлять собою: 1) растительные организмы, 2) животные организмы и 3) детритъ.

Далеко не для всѣхъ планктонныхъ животныхъ выясненъ характеръ ихъ питанія; даже относительно нѣкоторыхъ рачковъ мы встрѣчаемся съ самыми разнорѣчивыми показаніями. Одни изслѣдователи считаютъ эти формы хищниками, другіе—растительноядными, третьи склоняются къ признанію ихъ всеядности.

Большое значеніе для выясненія интересующаго насъ вопроса имѣетъ открытіе «центробѣжнаго планктона», о которомъ мы говорили выше. Повидимому, очень значительный процентъ представителей зоопланктона питается на счетъ этого комплекса мельчайшихъ существъ. Во всякомъ случаѣ это можно считать доказаннымъ для дафній, многихъ коловратокъ и еще нѣкоторыхъ другихъ животныхъ. Различныя мелкія водоросли, жгутиконосныя и зооспоры микропланктона потребляются въ громадномъ количествѣ.

Если воды болѣе или менѣе значительно загрязнены, то возникаетъ массовое развитіе бактерій. Въ такихъ водоемахъ вмѣсто обычныхъ представителей планктона въ подавляющемъ количествѣ размножаются инфузоріи. Процессы ихъ питанія идутъ чрезвычайно интенсивно и способствуютъ быстрому очищенію водоема отъ бактерій. Русскій изслѣдователь Як. Никитинскій производилъ подсчетъ числа бактерій, потребляемыхъ инфузоріей *Carchesium Lachmanni* (сидячая форма). Оказывается, одна особь этого вида поѣдаетъ за часъ до 30,000 бактерій.

Болѣе крупные растительные организмы планктона непосредственно потребляются въ пищу сравнительно рѣже.

Хищничество—питаніе животными организмами—также составляетъ обычное явленіе среди представителей планктона. Мы уже видѣли инфузорій, которыя пожираютъ по нѣсколько коловратокъ сразу; многіе рачки живутъ почти исключительно хищничествомъ. Наконецъ, здѣсь же можно упомянуть ту молодь рыбъ, которая ведетъ пелагическій образъ жизни и въ большемъ количествѣ пожираетъ представителей планктона.

Детритъ и вообще псевдопланктонъ также является источникомъ питанія для многихъ организмовъ. Особенно важенъ онъ, повидимому, для прибрежныхъ коловратокъ и для *Soropoda*. Изъ числа послѣднихъ на счетъ его живутъ обитатели подземныхъ водоемовъ, а также и нѣкоторыхъ высокогорныхъ. Дѣйствительно, въ подземныхъ водахъ водоросли совершенно не могутъ развиваться, что же касается высокогорныхъ озеръ, то во многихъ изъ нихъ число водорослей

столь ничтожно, что не можетъ обезпечить растительнаго питанія для зоопланктона. Наконецъ, нѣкоторые *Soropoda* поѣдаютъ въ большомъ количествѣ пыльцу хвойныхъ деревьевъ, которая, какъ мы знаемъ, въ извѣстные періоды составляетъ главную часть псевдопланктона.

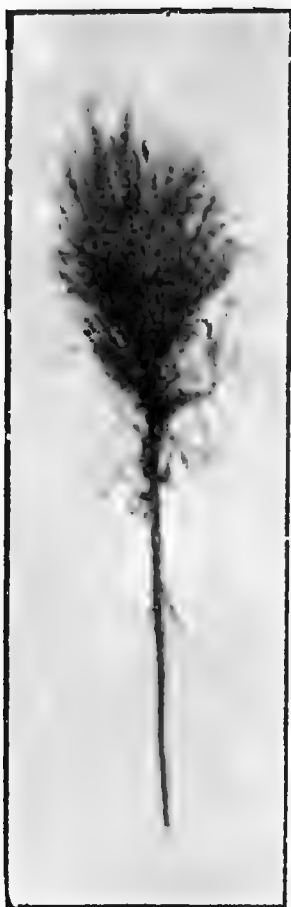


Рис. 80. Скопление *Sphaerotilus natans* Kg. Москва-рѣка у Симонова монастыря. По Никитинскому.

Не такъ давно Пюттеромъ была выдвинута гипотеза питанія водныхъ организмовъ вообще (и планктонныхъ въ томъ числѣ) на счетъ растворенныхъ въ водѣ органическихъ веществъ. Несомнѣнно, что это имѣетъ значеніе, какъ мы и указывали выше, для низшихъ растений. Въ загрязненныхъ чловѣкомъ водахъ подобныя вещества служатъ источникомъ питанія для многочисленныхъ бактерій, а также и для грибовъ; принадлежащій къ послѣднимъ *Sphaerotilus natans* (рис. 80) считается даже показателемъ наличности въ водѣ такихъ загрязняющихъ веществъ.

Но Пюттеръ поставилъ вопросъ гораздо шире. Его первыя работы были посвящены морскимъ организмамъ (какъ планктоннымъ, такъ и обитателямъ дна). При этомъ, подвергая учету ихъ физиологическій обмѣнъ, онъ пришелъ къ заключенію, что они не могутъ обходиться взвѣшенными въ водѣ организмами и питательными частицами. Такъ, напримѣръ, небольшая губка—*Sube-*

rites domuncula—объемомъ въ 60 куб. сант., по его мнѣнію, должна была бы профильтровывать въ часъ 242 литра морской воды, чтобы получить достаточное для ея обмѣна веществъ количество такихъ питательныхъ частицъ. Конечно, невозможно допустить такую быструю фильтрацію. Зато Пюттеръ при своихъ анализахъ морской воды (правда, въ послѣдствіи подвергнутыхъ нѣкоторому сомнѣнію) нашелъ, что она содержитъ въ растворенномъ видѣ большое количество органическихъ веществъ,—въ тысячи разъ бѣльшее, чѣмъ количество этихъ веществъ, содержаемое находящимися въ томъ же объемѣ воды планктонными организмами. Поэтому, по мнѣнію нашего автора, морская вода представляетъ собою настоящую «питательную жидкость» ¹⁾).

Мы не можемъ отрицать, что извѣстныя органическія соединенія въ силу законовъ осмоса способны просачиваться черезъ болѣе или менѣе тонкія перепонки. Другой вопросъ, насколько велики количества проходящихъ веществъ (особенно въ случаѣ сравнительно грубыхъ хитиновыхъ оболочекъ) и насколько эти вещества, стоящія, весьма возможно, на довольно высокой степени минерализаціи, могутъ быть усвояемы животнымъ организмомъ. Пюттеръ считаетъ, что за небольшой сравнительно періодъ животное можетъ воспринять очень значительныя (по сравненію съ вѣсомъ сѣхого вещества своего тѣла) количества этихъ растворенныхъ органическихъ соединеній.

¹⁾ Конечно, эти растворенныя въ водѣ вещества являются также результатомъ фізіологическаго обмѣна водныхъ организмовъ,—главнымъ образомъ водорослей и бактерій.

Чѣмъ больше поверхность организма по сравненію съ его массой, тѣмъ бѣльшія количества просачивающихся осмотически веществъ будутъ приходиться на единицу вѣса его тѣла. Поэтому, по мнѣнію Пюттера, энергія обмѣна веществъ въ тѣлѣ воднаго животнаго является «сложной функціей вѣса тѣла и его поверхности».

Въ дальнѣйшемъ Пюттеръ сильно расширилъ свои наблюденія, перенесъ ихъ на прѣсноводныхъ животныхъ и примѣнилъ свою гипотезу даже къ рыбамъ, у которыхъ просачиваніе питательныхъ веществъ должно, по его мнѣнію, итти черезъ тонкія оболочки жаберныхъ листковъ. Онъ считаетъ, напримѣръ, что у карповъ обмѣнъ веществъ не можетъ быть основанъ только на томъ питаніи, которое мы раньше считали обычнымъ для этой породы рыбъ. У золотыхъ рыбокъ, по его расчетамъ, 55% всего обмѣна проходитъ на счетъ растворенныхъ веществъ. Въ качествѣ источника азота онъ давалъ имъ при своихъ опытахъ аспарагинъ, а въ качествѣ источника углерода—глицеринъ. Отсюда вытекаетъ его выводъ: «мы можемъ видѣть въ растворенныхъ веществахъ основу питанія рыбъ».

Рядъ лицъ пытался, иногда даже безъ достаточныхъ основаній, примѣнять къ тому или иному случаю гипотезу Пюттера. Ставились и опыты для ея провѣрки. Такъ, напримѣръ, Вольфъ, экспериментируя надъ *Simocerphalus vetulus* (Cladocera), пришелъ къ заключенію, что у этой формы при полномъ устраненіи изъ воды взвѣшенныхъ питательныхъ частицъ нормальный обмѣнъ идетъ на счетъ растворенныхъ органическихъ соединеній. Къ сожалѣнію, ходъ обмѣна и накопленія вещества учитывался Вольфомъ по числу линекъ;—

черезъ нѣсколько времени Кербъ возразилъ ему, что это методъ совершенно неправильный: не только линьки, но и ростъ могутъ итти безъ дѣйствительнаго приращенія органическаго вещества (вспомнимъ проростаніе сѣмянъ). Учетъ числа линекъ является непригоднымъ способомъ для этой цѣли уже потому, что процессъ этотъ, закрѣпленный въ теченіе многихъ поколѣній наслѣдственностью, можетъ повторяться «бюрократически» безъ всякой нужды даже при отсутствіи роста. Кербъ въ свою очередь производилъ опыты надъ *Corethra*, дафніями и угремъ и пришелъ къ выводамъ, діаметрально противоположнымъ воззрѣніямъ Пюттера. Онъ учитывалъ непосредственно вѣсъ сухого вещества организма и убѣдился, что у дафній при отсутствіи взвѣшенныхъ питательныхъ частицъ вѣсъ сильно падалъ, хотя линьки не прекращались. Особенно сильно ослабляется значеніе идей Пюттера открытіемъ «центробѣжнаго планктона», благодаря чему выяснилось, что соображенія объ находящихся во взвѣшенномъ состояніи запасахъ питательныхъ веществъ, основанныя на прежнихъ методахъ количественнаго изслѣдованія, оказываются очень далекими отъ дѣйствительныхъ величинъ.

Такимъ образомъ приходится поднятый Пюттеромъ вопросъ считать еще открытымъ и ждать дальнѣйшихъ изысканій въ этой области.

Между представителями планктона мы можемъ найти всѣ тѣ виды взаимоотношеній, которые мы встрѣчаемъ между организмами вообще. Явленія симбіоза можно хорошо иллюстрировать на примѣрѣ водо-

росли *Zoochlorella* (рис. 27), живущей въ тѣсной связи съ различными животными организмами (подробности смотри выше), или на бактеріяхъ, способныхъ усваивать свободный азотъ и обитающихъ въ слизи многихъ водорослей. Съ другой стороны, мы имѣемъ и типичные случаи паразитизма, особенно частые среди низко организованныхъ видовъ. Таковы, напримѣръ, многія амебообразныя формы; одна изъ послѣднихъ—*Pseudospora volvocis*—выѣдаетъ цѣлые участки на колоніяхъ *Volvox* (рис. 81).

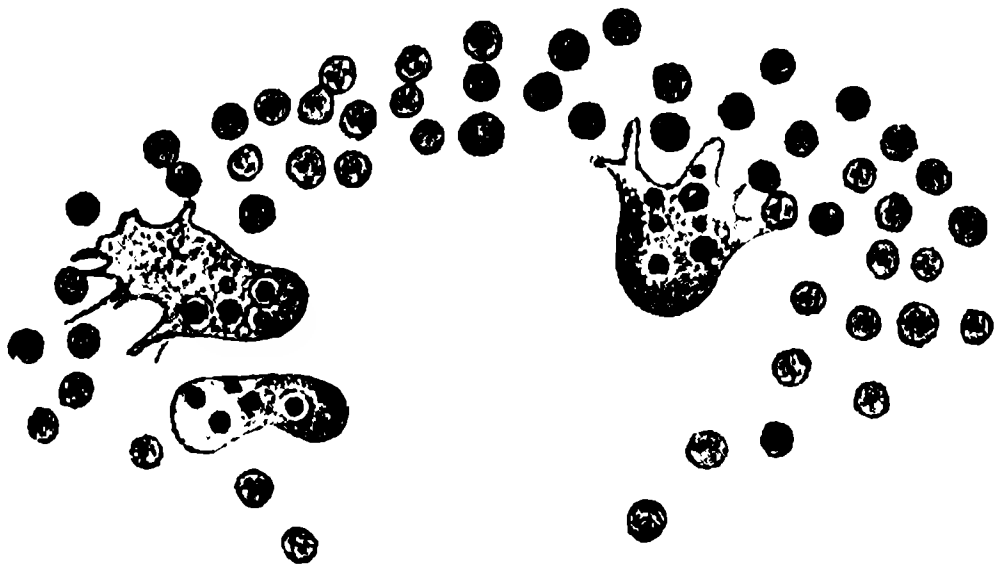


Рис. 81. *Pseudospora volvocis*. 3 амебовидныя особи среди клѣтокъ колоніи *Volvox*. На поверхности послѣдней образовалось значительное пространство, лишенное клѣтокъ, которыя уже уничтожены паразитомъ; границы между клѣтками *Volvox* не обозначены. (Съ преп. рис. С. А. Иловайскій).

Еще чаще планктонные организмы подвергаются нападеніямъ паразитовъ изъ числа споровиковъ. Въ систематической части мы уже описывали паразита коловратокъ *Ascosporidium asperosporum*. Слѣдуетъ еще упомянуть родъ *Pleistophora*, хозяевами котораго являются *Cladocera*, *Copepoda* и коловратки. Различныя грибковыя заболѣванія иногда вызываютъ цѣлыя эпидеміи.

Встрѣчаются паразиты и изъ числа болѣе высоко организованныхъ формъ. Рядъ такихъ видовъ мы найдемъ между коловратками—особенно среди рода *Proales*. Представители послѣдняго могутъ жить, какъ на растеніяхъ, такъ и на животныхъ (*Proales daphniicola*); наиболѣе извѣстенъ паразитъ *Volvox—Hertwigia volvocicola*.

Наконецъ, мы можемъ найти и случаи комменсализма, т.-е. такого вида сожительства, при которомъ одинъ организмъ, живя около другого, не вредитъ ему и не приноситъ пользы. Среди представителей планктона эти отношенія чаще всего принимаютъ характеръ «паразитизма мѣста», что легко понятно, такъ какъ не каждый изъ нихъ могъ приспособиться къ самостоятельному плаванію. Очень часто на тѣлѣ того или иного планктоннаго животного или растенія сидятъ сувойки, такимъ же образомъ располагаются нѣкоторыя инфузоріи—сосальщики. Коловратка *Diurella tigris* откладываетъ свои яйца на нити колоніальной діатомеи *Melosira*. Часто комменсалистъ, по причинамъ для насъ совершенно не яснымъ, выбираетъ для своего прикрѣпленія какую-либо строго опредѣленную форму. Такъ, напримѣръ, *Vicosoeca oculata* всегда прикрѣпляется къ *Fragillaria crotonensis*.

VII.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКІЯ УСЛОВІЯ ВЪ РАЗЛИЧНЫХЪ ВОДОЕМАХЪ И ЗАВИСИМОСТЬ ОТЪ НИХЪ ПЛАНКТОННЫХЪ ОРГАНИЗМОВЪ.

Если мы начнемъ сравнивать общую картину жизни различныхъ водоемовъ, то будемъ не въ состояніи подыскать изъ числа послѣднихъ хотя бы два, которые въ этомъ отношеніи оказались бы одинаковыми. Это происходитъ потому, что органическій міръ водоема складывается въ самой тѣсной зависимости отъ физико-химическихъ условій; невозможно, конечно, чтобы въ двухъ водоемахъ они были бы совершенно идентичны. Поэтому намъ необходимо остановиться на этихъ условіяхъ и выяснить, какъ общій физико-химическій характеръ различныхъ водоемовъ, такъ степень и родъ воздѣйствія отдѣльныхъ факторовъ на развитіе въ нихъ органическаго міра.

Уже самое происхожденіе водоема можетъ наложить извѣстный отпечатокъ на его біологію. Правда, непосредственное вліяніе генезиса незначительно; оно сказывается главнымъ образомъ постольку, поскольку отъ него зависитъ физико-химическій характеръ водоема. Происхожденіе обусловливаетъ собою, напримѣръ, геологическое строеніе ложа озера. Отъ него зависитъ, будетъ ли озеро лежать на горныхъ породахъ, богатыхъ известью, или же, наоборотъ, въ мѣстности, лишенной запасовъ этого вещества. Отсюда возникнетъ бѣльшее или меньшее содержаніе извести въ водѣ; какъ мы увидимъ далѣе, это обстоятельство

можетъ наложить рѣзкій отпечатокъ на весь планктонъ. Точно также отъ генезиса зависитъ глубина водоема (по крайней мѣрѣ первоначальная), послѣдняя вліяетъ и на всѣ другіе факторы, напримѣръ, на температурныя отношенія. Никто не усомнится, конечно, что планктонъ мелкаго степного озера будетъ очень рѣзко отличаться отъ планктона озера, заполняющаго узкую и глубокую ледниковую щель ¹⁾).

Въ извѣстныхъ случаяхъ оказывается однако возможнымъ установить и непосредственное вліяніе происхожденія водоема на составъ его планктона. Это прежде всего относится къ реликтовымъ озерамъ, которыя сохраняютъ слѣды своего морского происхожденія въ видѣ группы существъ, нѣсколько видоизмѣненныхъ, но еще вполнѣ удержавшихъ «морской обликъ». Точно также въ нѣкоторыхъ случаяхъ нахожденія «ледниковыхъ реликтовъ» мы можемъ сдѣлать заключеніе о ледниковомъ происхожденіи даннаго водоема.

По большей части однако слѣды «прямого вліянія» генезиса водоема оказываются очень сильно затухшими, что вполнѣ понятно; вспомнимъ, какъ легко переносятся планктонные организмы изъ одного водоема въ другой и какъ чутки они къ измѣненію біологическихъ условій.

Возрастъ озера можетъ очень сильно отражаться на характерѣ планктона. Обычно озеро постепенно заносится различными осадками, мелѣетъ. При

¹⁾ Вообще геологическій характеръ мѣстности можетъ имѣть большое значеніе. Штейеръ ссылается на письмо Гартвига, который сообщаетъ, что въ своихъ экскурсіяхъ за ракообразными онъ всегда руководствуется геологической картой. Фордайсъ для водоемовъ Небраски указываетъ, что ихъ фитопланктонъ въ области мергелей бѣденъ, а въ области лёсса богатъ.

этомъ измѣняется глубина и съ ней цѣлый рядъ другихъ физико-химическихъ условій. Образующійся на днѣ иль благодаря процессамъ броженія можетъ въ значительной степени повліять на химическій составъ воды. Наконецъ, и въ береговой зонѣ происходятъ при этомъ сильныя измѣненія. Такъ, на примѣръ, въ нашей полосѣ Россіи очень часто по берегамъ такихъ мелѣющихъ и пересыхающихъ озеръ развиваются торфяныя болота. Вода, стекающая съ нихъ въ озеро, обогащаетъ его гуминовыми веществами. Въ результатъ всѣхъ этихъ процессовъ планктонъ можетъ сильно видоизмѣниться; исчезаетъ цѣлый рядъ формъ, нуждающихся въ холодной, чистой водѣ, а вмѣсто нихъ развиваются иные виды. Въ то же время, благодаря расширенію береговой зоны водоема и уменьшенію его глубины, въ планктонѣ оказывается все болѣе и болѣе организмовъ, происходящихъ изъ береговой и донной зоны.

Если мы имѣемъ дѣло съ проточнымъ водоемомъ, то необходимо учитывать в л і я н і е этого п р о т о к а. Съ одной стороны оно важно для химическаго состава водъ, особенно въ тѣхъ случаяхъ, когда, въ силу какихъ-либо мѣстныхъ условій, составъ притекающихъ водъ періодически мѣняется. Съ другой стороны такой протокъ постоянно приноситъ новые и новые запасы организмовъ и такимъ образомъ отражается на общемъ составѣ фауны и флоры.

Наконецъ, р е л ь е ф ъ в о д о е м а представляетъ одно изъ существеннѣйшихъ условій, вліяющее на весь его біологическій характеръ. Прежде всего глубина (конечно, въ связи съ остальными физическими условіями) опредѣляетъ термическій типъ. Отъ послѣдняго же зависитъ богатство водоема органической жизнью.

Холодные слои обычно населены очень бѣдно, теплые, наоборотъ, представляютъ богатую жизнью зону ¹⁾).

Поэтому мелкіе, хорошо прогрѣваемые водоемы будутъ густо населены, въ то время, какъ въ глубокихъ обособляется чрезвычайно бѣдная жизнью глубинная зона. Отъ общаго рельефа, наконецъ, зависитъ ширина береговой полосы и величина ея по сравненію съ пелагической областью. Эти отношенія имѣютъ значительное вліяніе на біологію всего водоема. Они отражаются на химизмѣ его, съ одной стороны, потому, что развитіе прибрежноводной и водной растительности можетъ обогащать водоемъ органическими веществами, а съ другой,—береговая зона, какъ увидимъ ниже, играетъ роль въ извлеченіи извести изъ воды. Кромѣ того эта зона непосредственно важна для нѣкоторыхъ планктонныхъ организмовъ. Такъ, напримѣръ, *Diaphanosoma* зимуетъ въ видѣ покоящихся яицъ. Изъ послѣднихъ однако оживаютъ весною только тѣ, которыя прогрѣются приблизительно до температуры въ 12 градусовъ, то-есть лежащія на днѣ береговой области. Тѣ же яйца, которыя опустятся на дно въ области пелагической, не имѣютъ надежды на возрожденіе.

Изъ дальнѣйшихъ физическихъ свойствъ воды мы остановимся на ея п р о з р а ч н о с т и. Степень послѣдней можетъ быть весьма различна. Чаше всего наблюдается максимальная прозрачность зимой и минимальная лѣтомъ. Это особенно вѣрно для тѣхъ случаевъ, когда пониженіе прозрачности обусловливается развитіемъ планктона, который наиболѣе бо-

¹⁾ Болѣе подробно о термическихъ условіяхъ намъ придется говорить далѣе.

гать лѣтомъ. Чрезвычайно характерна діаграмма, приводимая Ру для озера Д'Аннеси, на которой мы видимъ, что кривая прозрачности имѣетъ какъ разъ обратный ходъ съ кривой количества планктона (рис. 82).

Кромѣ планктонныхъ организмовъ на прозрачность имѣютъ вліяніе, и это прежде всего, также и взвѣшен-

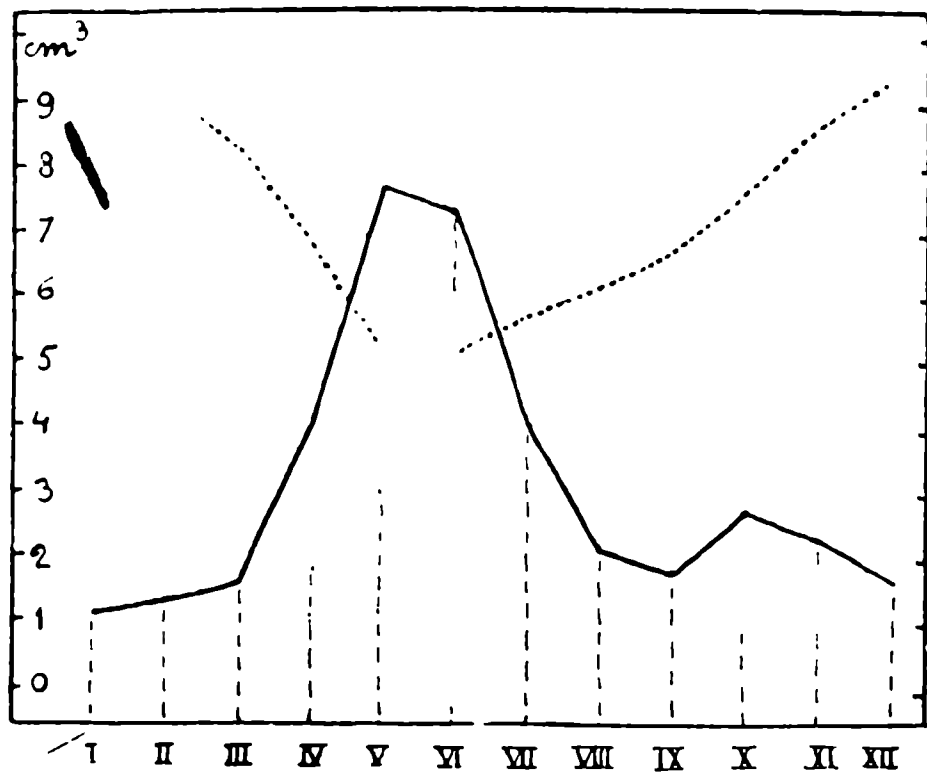


Рис. 82. Соотношеніе количества планктона и прозрачности воды въ озерѣ Д'Аннеси. (По Ж. Ру).

ныя частицы «мути», которая въ водоемахъ разнаго рода можетъ періодически достигать большей или меньшей степени.

Прозрачность отражается прежде всего на вертикальномъ распределеніи температуры, а че-

резъ него и на всей біологіи водоема. Чѣмъ прозрачнѣе послѣдній, тѣмъ глубже проникаютъ тепловые лучи, слѣдовательно, тѣмъ равномернѣе онъ прогревается. Такъ, на примѣръ, въ двухъ рядомъ лежащихъ прудкахъ¹⁾, одинаковой глубины ($\frac{3}{4}$ арш.), почти одинаковаго размѣра и не имѣющихъ ключей, распределеніе температуры въ одинъ изъ дней лѣта 1910 года было совершенно различно. Въ томъ, который былъ прозраченъ до дна, не было никакой разницы между донной и поверхностной температурой, а въ другомъ, про-

¹⁾ Расположенныхъ въ Московской губерніи близъ Глубокаго озера.

зрачность котораго была всего $\frac{1}{4}$ арш., эта разница достигала 5 гр., что очень много для такого мелкаго водоема.

Кромѣ того прозрачность имѣетъ очень большое значеніе непосредственно для растеній, такъ какъ они могутъ питаться только въ присутствіи свѣта. Между тѣмъ вода быстро поглощаетъ свѣтовые лучи ¹⁾ и это вызываетъ концентрацію растительныхъ организмовъ въ верхнихъ слояхъ ея. Изслѣдователи воспользовались способностью селена усиливать свою электропроводность подѣ вліяніемъ освѣщенія и построили приборъ, которымъ (при посредствѣ гальванометра) опредѣляли силу свѣта на разныхъ глубинахъ. При этомъ оказалось, что уже на глубинѣ одного метра сила свѣта падаетъ вдвое, далѣе же это паденіе значительно замедляется:

Глубина: 0 м. 1 м. 2 м. 3 м. 4 м. 5 м. 7 м. 9 м. 11 м.

Сила свѣта: 100 52 40 37 34 32 31 30 29.

Однако не надо думать, что это пониженіе силы свѣта съ глубиной слишкомъ рѣзко ограничиваетъ водоросли въ ихъ вертикальномъ распредѣленіи. Во всякомъ случаѣ существуютъ примѣры, когда онѣ держатся на значительной глубинѣ и для ихъ жизненныхъ функцій оказывается достаточнымъ того небольшого количества свѣта, которое туда проникаетъ.

Очень яркій примѣръ такого рода мы знаемъ благодаря безвременно угасшему русскому гидробиологу Болохонцеву для Ладожскаго озера. Обитающая въ

¹⁾ При этомъ надо имѣть въ виду, что различные лучи проникаютъ не одинаково глубоко. Одни изъ нихъ скоро поглощаются, другіе обладаютъ способностью проникать значительно глубже.

немъ *Melosira islandica* избираетъ для своей жизни слой воды съ оптимальной для нея температурой—нѣсколько выше 4 градусовъ. При этомъ въ лѣтнее время она достигаетъ наиболѣе пышнаго развитія на глубинѣ 25—30 метровъ.

Кромѣ значенія свѣта для процессовъ питанія надо отмѣтить, что этотъ факторъ можетъ непосредственно вліять на размноженіе водорослей, что опытнымъ путемъ установлено для *Asterionella*. Найдена оптимальная для ея размноженія сила свѣта, соответствующая его интенсивности въ болѣе высокихъ слояхъ воды (съ 3 до 8 метровъ).

Такъ какъ растительный міръ служитъ источникомъ органическаго вещества для планктона вообще, то совершенно ясно, что прозрачность должна оказывать извѣстное вліяніе и на распредѣленіе зоопланктона.

Ц в ѣ т н о с т ь в о д ы также можетъ быть очень различна. Чистая вода въ болѣе или менѣе значительныхъ толщахъ имѣетъ красивый голубой цвѣтъ. Такая именно окраска свойственна многимъ альпійскимъ озерамъ. Но цѣлый рядъ причинъ вызываетъ переходъ этого естественнаго цвѣта воды въ другіе тона, какъ, напримѣръ, зеленый, желтый, коричневый и даже красный. Позволю себѣ, не останавливаясь на этихъ факторахъ подробно, просто привести перечисленіе ихъ, сдѣланное Штейеромъ: а) глубина водоема, б) окраска дна, в) степень облачности, г) высота солнца надъ горизонтомъ, д) температура и соленость, которыя измѣняютъ показатель преломленія воды, е) движенія водной поверхности, ж) характеръ, величина и количество взвѣшенныхъ въ водѣ минеральныхъ и организованныхъ частицъ.

Развитіе организмовъ того или иного рода можетъ вызывать сильное измѣненіе окраски воды;—такъ, напримѣръ, въ періодъ весенняго максимума діатомей озера имѣютъ желтоватый оттѣнокъ. Нѣкоторыя изъ нихъ сохраняютъ такую окраску все лѣто, вплоть до новаго осенняго максимума діатомей, причемъ въ лѣтній періодъ окраска зависитъ уже отъ *Ceratium*. Тѣ же озера, которыя развиваютъ въ себѣ флору синезеленыхъ, мѣняютъ свой цвѣтъ соотвѣтствующимъ образомъ.

Мы уже видѣли, что цѣлый рядъ факторовъ вліяетъ на біологію водоема не непосредственно, а черезъ температуру. Роль послѣдней настолько велика, что на ней необходимо остановиться подробнѣе. Однако нѣтъ возможности, изучая законы распредѣленія температуры, рассматривать попутно, какъ это мы дѣлали выше, вліяніе этихъ законовъ на біологію водоема,—насколько это вліяніе разносторонне и разнообразно. Ему придется посвятить ниже отдѣльныя главы, здѣсь же мы займемся исключительно самими законами, указавъ только предварительно тѣ области, въ которыхъ ихъ вліяніе сказывается особенно сильно. Уже въ настоящей главѣ—при разсмотрѣніи химическихъ свойствъ водоемовъ—мы убѣдимся, что и въ этомъ отношеніи температура часто является рѣшающимъ факторомъ. Далѣе намъ придется на протяженіи нѣсколькихъ главъ изучать сезонныя измѣненія состава планктона, его вертикальное распредѣленіе, сезонныя варіаціи его представителей,—нечего и говорить, что и здѣсь главная роль за температурой. Она же, наконецъ, въ извѣстныхъ границахъ опредѣляетъ и видовой составъ планктона.

Въ небольшихъ стоячихъ водоемахъ и въ текучихъ, гдѣ вода постоянно перемѣшивается, температура ея по большей части близко слѣдуетъ за средней температурой воздуха. Въ озерахъ, обладающихъ достаточной глубиной, въ опредѣленные періоды устанавливается болѣе или менѣе постоянное распределение температуры, которое зависитъ не столько отъ колебаній ея въ окружающемъ воздухѣ, сколько отъ общихъ физическихъ свойствъ водоема и отъ ряда привходящихъ вліяній. Это распределение не только различно въ озерахъ разныхъ широтъ и областей, отличающихся по климатическому характеру, но и въ двухъ сосѣднихъ водоемахъ оно можетъ быть очень несходнымъ, въ зависимости отъ ихъ индивидуальныхъ свойствъ.

Для примѣра возьмемъ довольно глубокое озеро, расположенное въ средней полосѣ Россіи и посмотримъ какого распределенія температуры мы должны ожидать въ немъ теоретически. Предположимъ, что мы начали наблюденія осенью, въ періодъ охлажденія озера, когда поверхность его имѣетъ температуру около 6—7 градусовъ. По мѣрѣ дальнѣйшаго остыванія верхніе слои должны будутъ опускаться внизъ, такъ какъ охлажденіе связано съ увеличеніемъ плотности воды. Такъ будетъ продолжаться, пока вся вода до самаго дна не остынетъ до четырехъ градусовъ—температуры ея наибольшей плотности. Въ рассматриваемый періодъ мы, слѣдовательно, имѣемъ дѣло съ полной вертикальной циркуляціей, которая, дѣйствительно, повторяется каждую осень и представляетъ очень важный факторъ въ жизни озера.

При дальнѣйшемъ охлажденіи поверхностныхъ сло-

евъ ниже четырехъ градусовъ получится уже иная картина; холодная вода не можетъ болѣе опускаться, такъ какъ плотность ея начинаетъ уменьшаться. Вслѣдствіе этого при достаточной глубинѣ водоема на днѣ должна оставаться неизмѣнная температура —четыре градуса¹⁾), въ то время какъ поверхность его будетъ продолжать остывать, пока не замерзнетъ и не покроется льдомъ. Подъ послѣднимъ установится правильная зимняя слоистость температуры съ постепеннымъ повышеніемъ ея ко дну. Такое расположеніе въ общемъ сохраняется до весенняго оттаиванія водоема. Тогда постепенное нагрѣваніе верхнихъ слоевъ приведетъ къ той же критической температурѣ въ четыре градуса. Въ это время, въ зависимости отъ тѣхъ или другихъ условій (напр., вѣтеръ), можетъ вновь возникнуть вертикальная циркуляція воды до самого дна (во всякомъ случаѣ она должна захватить всѣ слои, температура которыхъ будетъ ниже четырехъ градусовъ). Такое состояніе не можетъ однако продолжаться долго. Теплые дни вызовутъ согрѣваніе поверхностныхъ слоевъ, и послѣдніе, сдѣлавшись удѣльно легче, уже не будутъ въ состояніи опускаться. Въ результатъ на глубинѣ въ теченіе всего лѣта будетъ сохраняться низкая температура. При дальнѣйшемъ нагрѣваніи поверхности тепло будетъ очень медленно передаваться болѣе глубокимъ слоямъ, и такимъ образомъ установится лѣтняя температурная слоистость, съ постепеннымъ паденіемъ температуры книзу. Какой высоты при этомъ достигнетъ поверхностная темпе-

¹⁾ При отсутствіи вертикальной циркуляціи вода въ силу малой своей теплопроводности очень медленно передаетъ тепло отъ слоя къ слою.

ратура, зависитъ, конечно, отъ индивидуальныхъ свойствъ и географическаго положенія водоема, съ одной стороны, и отъ метеорологическихъ условій даннаго года, съ другой. Послѣ лѣтняго максимума наступаетъ постепенное охлажденіе, и мы возвращаемся къ исходной точкѣ нашихъ разсужденій—къ осеннему періоду.

Итакъ, по теоретическимъ соображеніямъ, на глубинѣ (если она достаточно велика) въ теченіе всего года должна оставаться температура въ четыре градуса, которая, какъ мы видѣли, вообще является критической въ жизни водоема. Исходя изъ этихъ соображеній, извѣстный лимнологъ Форель построилъ свою классификацію озеръ по температурѣ. Онъ дѣлитъ ихъ такимъ образомъ:

1) *Тропическія озера*. Въ зимній періодъ никогда не охлаждаются ниже четырехъ градусовъ, поэтому въ нихъ мы все время наблюдаемъ картину лѣтней слоистости съ постепеннымъ паденіемъ температуры съ глубиной.

2) *Умеренныя озера*. Сюда относятся водоемы болѣе подробно разсмотрѣннаго нами типа со смѣною прямой лѣтней термической слоистости на обратную зимнюю.

3) *Полярныя озера*. Никогда не согреваются выше четырехъ градусовъ даже въ верхнихъ слояхъ, почему въ нихъ все время налицо зимняя «обратная слоистость температуры».

Надо помнить однако, что расположеніе озеръ указанныхъ типовъ далеко не совпадаетъ съ границами соответствующихъ климатическихъ поясовъ земного шара и что эта классификація также условна, какъ и всякая другая.

Хотя, какъ мы увидимъ далѣе, на днѣ даже очень глубокихъ водоемовъ въ дѣйствительности далеко не всегда имѣется среди лѣта теоретическая температура—четыре градуса, но во всякомъ случаѣ она тамъ весьма низка. Это представляетъ чрезвычайно большое біологическое значеніе; такимъ образомъ, въ глубинахъ озеръ, даже въ южной части умѣреннаго пояса, мы имѣемъ круглый годъ низкія «полярныя» температуры, встрѣчаемъ какъ бы изолированный уголокъ полярнаго пояса. Мы уже знаемъ, что здѣсь дѣйствительно находятъ убѣжище многіе выходцы изъ полярныхъ странъ и остатки той, привыкшей къ холоду, водной фауны, которая обитала въ Европѣ въ періодъ ея «великаго обледенѣнія».

Однако не всегда температура глубинъ равна точно четыремъ градусамъ. Наоборотъ, очень часто, почти постоянно, она уклоняется отъ этой теоретической цифры. Причина этого явленія кроется въ дѣйствиіи вѣтра, на значеніе котораго для вертикальнаго распределенія температуры за послѣднее время стали обращать большое вниманіе. Роль его можетъ быть особенно важна въ тѣ періоды, когда вода во всемъ водоемѣ имѣетъ одинаковую плотность, т.-е. какъ разъ при 4 градусахъ. При такихъ условіяхъ (напримѣръ, весною) вѣтеръ, если онъ дуетъ съ достаточной силой и въ продолженіе нѣкотораго времени въ одномъ направленіи, можетъ вызвать сильное теченіе поверхностной воды въ томъ же направленіи. Достигнувъ берега, она должна будетъ образовать обратное теченіе, причемъ значительная часть ея пойдетъ на большей или меньшей глубинѣ; опусканію ея не будетъ препятствовать удѣльный вѣсъ, такъ какъ

въ это время онъ одинаковъ для всѣхъ слоевъ. По мнѣнію многихъ изслѣдователей, такое движеніе можетъ захватить всю массу воды даже глубокаго озера. Если въ то же время водоемъ очень постепенно нагрѣвается, то поверхностная вода, хотя бы и немного болѣе легкая удѣльно, будетъ увлекаться установившимся токомъ въ глубины и содѣйствовать ихъ нагрѣванію. Когда, наконецъ, настанетъ болѣе сильный прогрѣвъ верхнихъ слоевъ, то они уже не будутъ въ состояніи опускаться, общая циркуляція воды прекратится и на глубинахъ останется та температура, до которой успѣли прогрѣться глубинные слои за этотъ періодъ весенней циркуляціи. Это явленіе съ большою ясностью наблюдалось на Глубокомъ озерѣ Московской губерніи.

Подобнымъ же образомъ осенью вѣтеръ можетъ вызвать охлажденіе глубинъ озера ниже четырехъ градусовъ.

Между прочимъ такая дѣятельность вѣтра приводитъ къ слѣдующимъ, на первый взглядъ парадоксальнымъ результатамъ. Предположимъ, что въ данномъ году весна отличается очень тихой и теплой погодой—верхніе слои озера быстро нагрѣются и весенней циркуляціи или вовсе не будетъ, или же она будетъ очень коротка и не повліяетъ на температурныя отношенія. Въ результатъ только поверхностный слой озера въ теченіе лѣта окажется нагрѣтымъ достаточно сильно, вся же глубинная масса воды будетъ очень близка къ четыремъ градусамъ.

Итакъ, хорошая, теплая весна создаетъ въ озерныхъ глубинахъ холодное лѣто.

Совершенно другую картину дастъ весна съ силь-

ными вѣтрами и сравнительно холодной погодой, при которой прогревъ водоема идетъ очень медленно; благодаря этому весенняя циркуляція можетъ продолжаться въ теченіе болѣе или менѣе долгаго періода, и глубины прогреваются значительно выше по сравненію съ первымъ разсмотрѣннымъ нами случаемъ. Такимъ образомъ плохая весна обуславливаетъ теплое лѣто на глубинахъ.

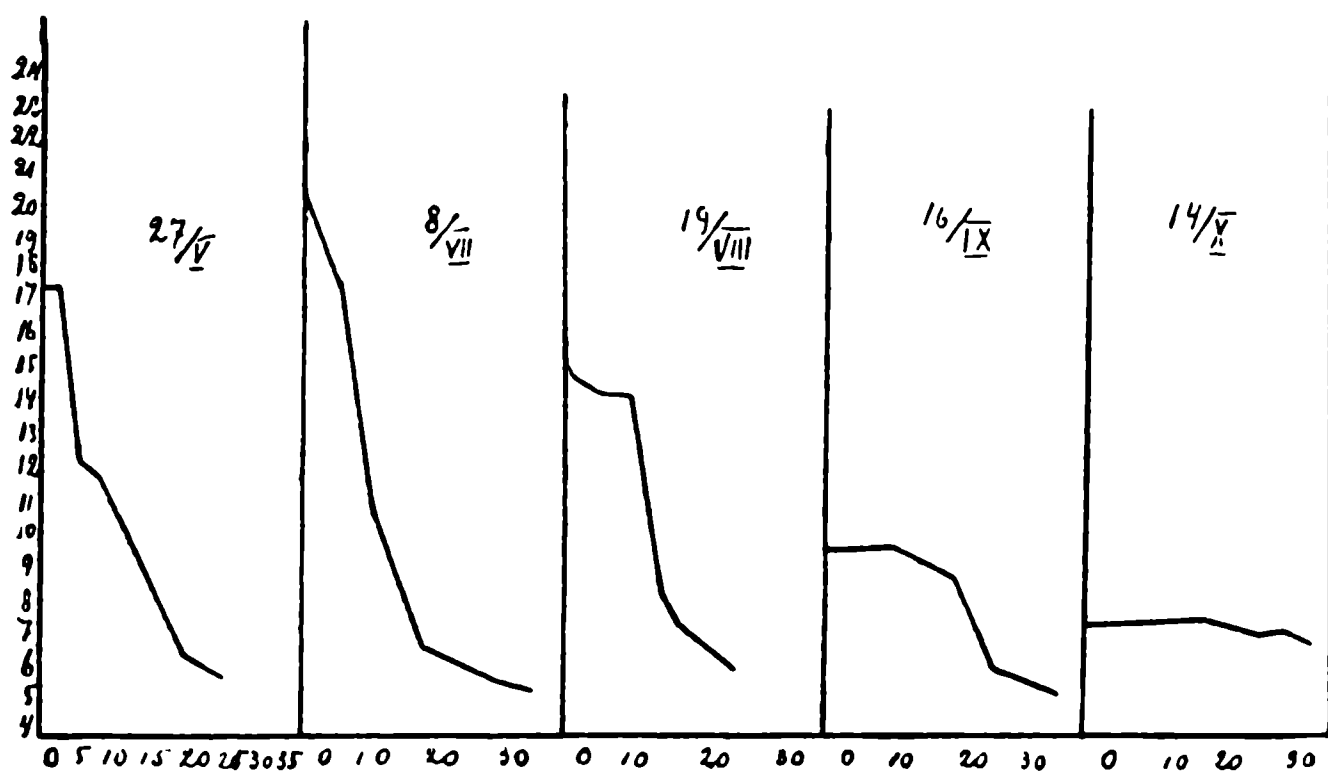


Рис. 83. Кривыя температурнаго скачка въ Глубокомъ озерѣ за различные мѣсяцы 1907 года. Цифры на горизонтальной оси обозначаютъ глубину въ аршинахъ, на вертикальной—температуру различныхъ слоевъ воды въ градусахъ Цельсія. (По А. Новикову).

Совершенно сходную картину мы можемъ наблюдать при осенней циркуляціи. Сильные осенніе морозы (особенно въ связи съ отсутствіемъ вѣтра) вызовутъ быстрое охлажденіе поверхностнаго слоя, прекращеніе циркуляціи и, слѣдовательно, болѣе теплую зиму

на глубинахъ ¹⁾); наоборотъ, медленное и постепенное охлажденіе водоема при вѣтренной погодѣ будетъ поддерживать циркуляцію, въ результатъ которой глубины остынутъ ниже 4°

Чрезвычайно важнымъ термическимъ явленіемъ, рѣзко отражающимся на жизни озера, оказывается присутствіе такъ называемаго «слоя температурнаго скачка», къ разсмотрѣнію котораго мы сейчасъ и перейдемъ. Я позволю себѣ иллюстрировать это явленіе кривыми для Глубокаго озера Московской губерніи (рис. 83, см. стр. 149).

При разсмотрѣніи діаграммы мы видимъ, что въ періодъ прямой (лѣтней) стратификаціи температуры послѣдняя сперва постепенно падаетъ съ глубиной, пока на извѣстномъ уровнѣ пониженіе ея не становится очень рѣзкимъ; на нѣсколько метровъ ниже оно вновь дѣлается медленнымъ.

Въ пониманіи причинъ этого явленія не всѣ изслѣдователи сходятся между собой. Главную роль въ образованіи слоя скачка обыкновенно приписываютъ вертикальнымъ, такъ называемымъ «конвекціоннымъ», токамъ, возникающимъ благодаря ночному охлажденію поверхностныхъ слоевъ (Форель). Послѣдніе вслѣдствіе этого опускаются на нѣкоторую глубину внизъ и, перемѣшиваясь съ нижележащими, обуславливаютъ уравниваніе температуры въ верхнихъ слояхъ озера. Нагрѣваніе поверхности днемъ, конечно,

¹⁾ Повышеніе глубинной температуры зимою иногда происходитъ и отъ иныхъ причинъ. Въ илѣ на днѣ озера могутъ происходить процессы разложенія, сопровождаемые выдѣленіемъ свободной теплоты. Кромѣ того, температура земной коры въ данномъ мѣстѣ можетъ оказаться выше 4° и такимъ образомъ повысить температуру глубинъ озера.

вновь вызоветъ неравномѣрность распредѣленія температуры въ этой зонѣ, но во всякомъ случаѣ паденіе ея съ глубиной здѣсь не будетъ значительнымъ. Непосредственно ниже, на уровнѣ, уже не захватываемомъ конвекціонными токами, и лежитъ слой скачка. Когда наступаетъ осеннее охлажденіе воды съ поверхности, то конвекціонные токи дѣлаются значительнѣе, проникаютъ глубже; соотвѣтственно этому, слой скачка, если можно такъ выразиться, «утопаетъ» (смотри кривыя). Значенія этихъ токовъ никто не отрицаетъ, но въ послѣднее время отмѣчаютъ, что очень большую роль въ образованіи слоя «скачка» долженъ имѣть и вѣтеръ, который, какъ мы видѣли выше, способенъ вызывать циркуляцію воды даже при наличности нѣкоторой разницы въ температурѣ приводимыхъ имъ въ движеніе слоевъ. Его вліяніе должно усиливаться въ томъ случаѣ, когда оно совмѣщается съ охлажденіемъ поверхностнаго слоя вслѣдствіе метеорологическихъ условій.

Перейдемъ теперь къ химическимъ свойствамъ водоема и начнемъ съ важнѣйшаго изъ растворенныхъ въ водѣ газовъ—к и с л о р о д а. Главнымъ источникомъ, изъ котораго пополняются его запасы, является атмосфера. Однако путемъ диффузіи не можетъ происходить обогащенія кислородомъ болѣе глубокихъ слоевъ (точнѣе сказать, количества проникающаго такимъ способомъ въ эти слои кислорода настолько незначительно, что не имѣетъ практическаго значенія). Вода насыщается кислородомъ только на поверхности при непосредственномъ соприкосновеніи съ воздухомъ, а глубины получаютъ его при посредствѣ нисходящихъ токовъ.

При разныхъ температурахъ вода растворяетъ различныя количества кислорода, легко вычисляемые теоретически. Иногда однако наблюдается поразительное на первый взглядъ явленіе пересыщенія воды раствореннымъ кислородомъ, причемъ его дѣйствительное количество значительно превышаетъ теоретически допустимый максимумъ. Причину этого нужно искать въ жизнедѣятельности водорослей. Въ періоды наиболѣе пышнаго ихъ развитія выделяемый ими кислородъ можетъ вызвать пересыщеніе. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ водоросли способны сыграть и обратную роль. Такъ, на примѣръ, рѣзкое лѣтнее повышеніе температуры является иногда причиной быстрого ихъ отмиранія. Результатомъ ихъ разложенія будетъ поглощеніе кислорода и выдѣленіе значительныхъ количествъ углекислоты, а порой и болотнаго газа. Въ прибалтійскихъ озерахъ наблюдались заморы рыбы, вызванные такой массовой гибелью водорослей.

Такъ какъ процессы поглощенія однихъ газовъ и образованія другихъ совершаются непрерывно, то мы имѣемъ право говорить о «газовомъ обмѣнѣ» водоема. Лебединцевъ сравниваетъ поверхность озера, гдѣ кислородъ поглощается, съ легкими. Возникающіе по разнымъ причинамъ восходящіе токи (смотри выше) онъ называетъ «венозными»,—они несутъ воду, бѣдную кислородомъ и богатую углекислотой. Нисходящіе токи, доставляющіе въ глубины кислородъ, получаютъ отъ него названіе «артеріальныхъ». Конечно, этотъ обмѣнъ не имѣетъ той правильности, съ какой совершается дыханіе организма, и отсюда возникаютъ разные типы «ненормальнаго дыханія» водоемовъ.

Растворенный въ водѣ кислородъ поглощается при біологическихъ и химическихъ процессахъ, которые могутъ быть сведены къ слѣдующимъ группамъ:

а) Поглощеніе кислорода при явленіяхъ разложенія мертвыхъ планктонныхъ организмовъ и взвѣшеннаго въ водѣ детрита. Эти процессы могутъ итти во всей толщѣ воды озера,—въ нѣкоторыхъ слояхъ, быть можетъ, болѣе интенсивно.

б) Поглощеніе кислорода при процессахъ разложенія, идущихъ въ илѣ.

в) Поглощеніе донными организмами.

г) Поглощеніе планктонными организмами.

д) Поглощеніе рыбнымъ населеніемъ озера.

Всѣ эти процессы можно, конечно, съ значительной осторожностью, учитывать экспериментальнымъ путемъ. Существуетъ даже работа Лебединцева подъ названіемъ «Попытка опредѣлить запасы рыбы въ озерѣ по его кислородному балансу», въ которой авторъ пытается, на основаніи вычисленія указанныхъ выше элементовъ дыханія водоемовъ, опредѣлить (въ пудахъ) количество рыбы въ Пестовскомъ озерѣ (Новг. губ.). Въ виду чрезвычайной недостаточности нашихъ знаній въ этой области авторъ врядъ ли получилъ цифры, близкія къ дѣйствительности (онъ самъ называетъ свою работу «очень смѣлой попыткой»), но интересна уже самая постановка вопроса, независимо отъ полученныхъ результатовъ.

Гораздо бѣльшее практическое значеніе имѣетъ общій учетъ процессовъ дыханія водоема. Приведу одинъ весьма интересный случай изъ практики того же Лебединцева. Нѣсколько лѣтъ тому назадъ на Кавказѣ замерзло озеро Гокча, населенное цѣнными

породами промысловыхъ рыбъ. Обычно оно никогда не замерзаетъ. Въ виду этого мѣстная администрація, обезпокоенная судьбой рыбы, предприняла рядъ работъ по устройству прорубей и ходатайствовала о крупномъ ассигнованіи на это дѣло, а также о присылкѣ «солдатъ и динамита», чтобы взрывать ледъ. Оказалось однако, что шумъ былъ поднять по пустякамъ. Вычисленія газоваго обмѣна озера, сдѣланныя позже Лебединцевымъ, показали слѣдующее: во первыхъ, водоему вовсе не грозило сколько-нибудь замѣтное обѣднѣніе кислородомъ, даже при максимальномъ возможномъ пребываніи его подолдомъ, а во вторыхъ, всѣ предпринятыя работы могли увеличить содержаніе кислорода въ озерѣ только на ничтожную долю процента, не имѣющую никакого практическаго значенія.

Соотвѣтственно характеру cadaго водоема измѣняется количество и распредѣленіе въ немъ кислорода. Точно также измѣняется оно и по сезонамъ, главнымъ образомъ, въ связи съ ходомъ температуры. Весною, когда наступаетъ полная вертикальная циркуляція воды (смотри выше), послѣдняя насыщается на поверхности кислородомъ, и въ результатъ перемѣшиванія получается равномерное распредѣленіе этого газа до самаго дна. Послѣ прогрѣва верхнихъ слоевъ возникаетъ, какъ мы помнимъ, слой температурнаго скачка, и вертикальные токи сохраняются только въ сравнительно незначительной поверхностной толщѣ воды. Глубинные слои оказываются отрѣзанными отъ воздуха и, въ зависимости отъ энергіи процессовъ поглощенія кислорода, могутъ въ большей или меньшей степени обѣднѣть этимъ газомъ. Въ то же

время въ поверхностныхъ слояхъ дѣятельность водорослей, выделяющихъ кислородъ, можетъ даже вызвать пересыщеніе воды послѣднимъ. Такимъ образомъ создается лѣтняя картина неравномѣрнаго вертикальнаго распредѣленія кислорода. Осенью, при новомъ наступленіи вертикальной циркуляціи вода пополняетъ утраченные запасы, и распредѣленіе кислорода вновь становится равномѣрнымъ. Наконецъ, зимою, когда водоемъ замерзнетъ и установится «обратная слоистость температуры», можетъ повториться опять та же картина, что и лѣтомъ.

Въ зависимости отъ энергіи окислительныхъ процессовъ въ глубокихъ слояхъ озера лѣтнее (а также и зимнее) вертикальное распредѣленіе кислорода можетъ быть весьма различно. Бёрджъ и Джөди (Birge and Juday) указываютъ три типа озеръ.

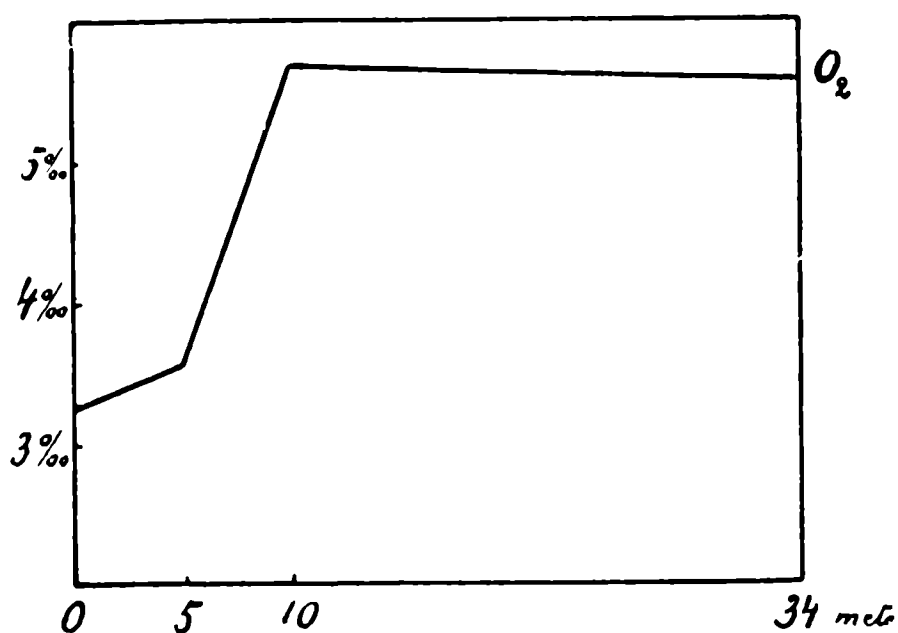


Рис. 84. Лѣтнее вертикальное распредѣленіе кислорода въ Плёнскомъ озерѣ (по даннымъ Фойгта). Цифры на горизонтальной оси обозначаютъ глубину въ метрахъ, на вертикальной количество кислорода (куб. сант. на литръ воды).

1) Вода глубже слоя скачка все лѣто богата кислородомъ. Такая картина возможна въ водоемахъ, въ которыхъ процессы поглощенія кислорода иломъ, детритомъ и растворенными органическими веществами выражены не-

значительно. Живыя существа обитаютъ обыкновенно во всей толщѣ воды озеръ такого типа,—это хорошіе, чистые водоемы. Иллюстраціей можетъ служить Плѣнское озеро (Германія); по изслѣдованіямъ Фойгта въ немъ лѣтомъ на глубинахъ количество кислорода иногда даже больше, чѣмъ на поверхности (рис. 84).

2) Озера, въ которыхъ часть слоевъ, лежащихъ ниже «слоя скачка», утра-

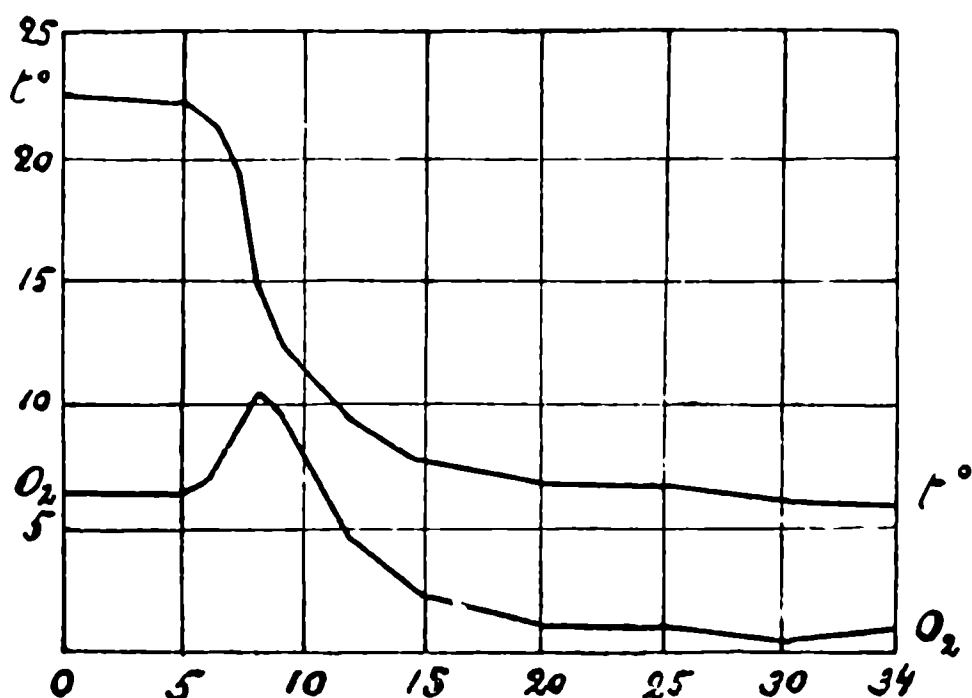


Рис. 85. Вертикальное распредѣленіе температуры и кислорода въ озерѣ Эльхгартъ 23 августа 1905 года. Цифры на горизонтальной оси обозначаютъ глубину въ метрахъ, на вертикальной—температуру въ градусахъ Цельсія и количество кислорода. (По Бёрджу).

чиваетъ свой кислородъ. Слои, бѣдные кислородомъ, могутъ лежать на разныхъ уровняхъ. Такъ, напримѣръ, въ озерахъ съ значительной прозрачностью иногда наблюдается, что водоросли богато развиваются не только въ теплыхъ поверхностныхъ слояхъ, но и ниже слоя скачка—въ верхней зонѣ холодной воды. Дѣятельность водорослей доводитъ содержаніе кислорода въ этой

зонъ до высокой степени, въ то время какъ въ глубокихъ слояхъ холодной воды окислительные процессы уничтожаютъ этотъ газъ. Такую картину мы встрѣчаемъ въ нѣкоторыхъ изслѣдованныхъ Бёрджемъ озерахъ Сѣверной Америки (штата Висконсинъ) (рис. 85).

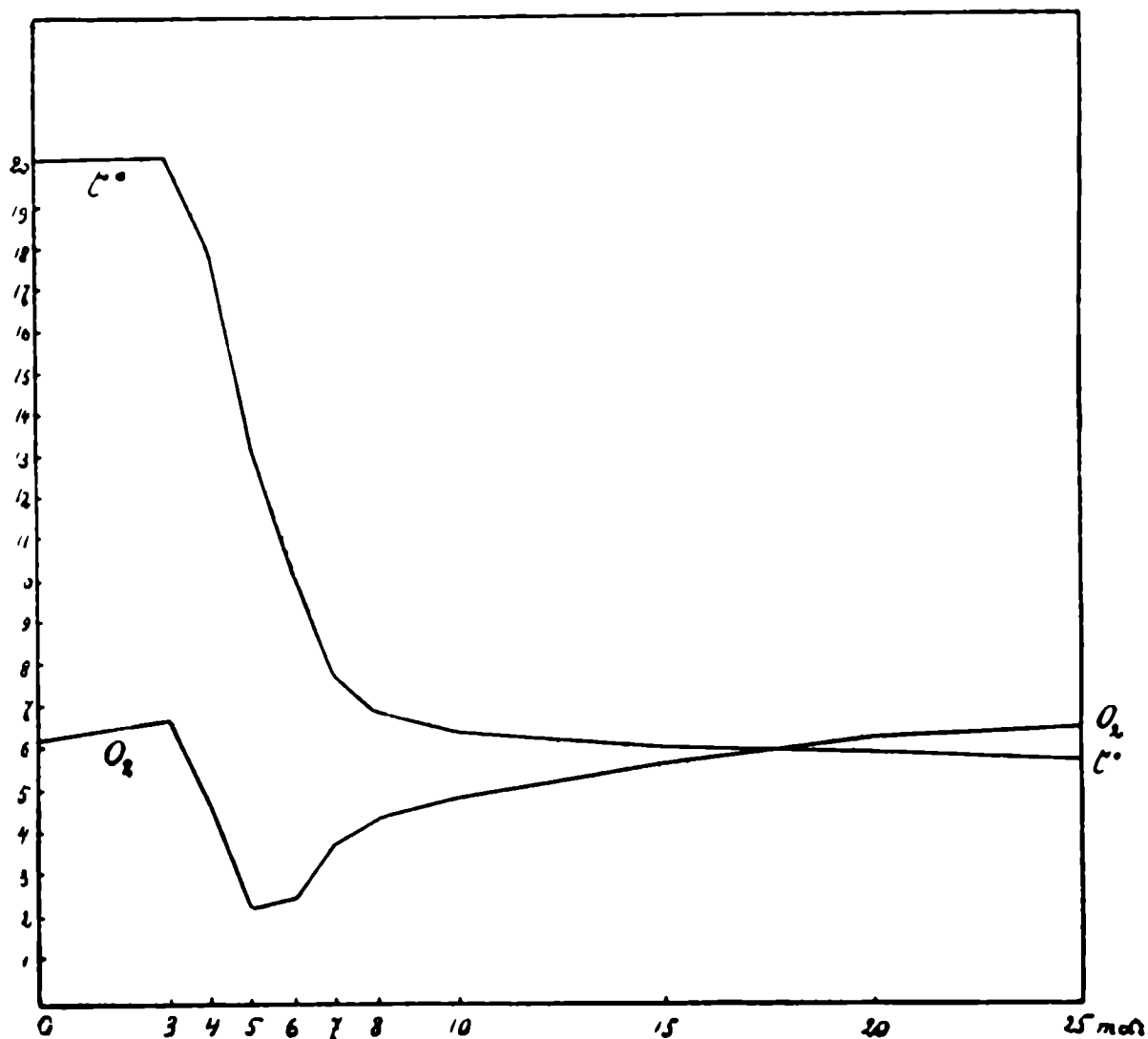


Рис. 86. Распределение температуры и кислорода въ Глубокомъ озерѣ 11 іюля 1910 года. Обозначенія тѣ же, что и на рис. 85. (Оригин.).

Иногда же, наоборотъ, при слабыхъ окислительныхъ процессахъ на глубинахъ послѣднія остаются богатыми кислородомъ, въ то время какъ, по недостаточно еще выясненной причинѣ, сильно бѣднѣетъ этимъ газомъ зона, непосредственно слѣдующая за слоемъ скачка. Такой типъ лѣтняго распределения кислорода имѣетъ Глубокое озеро Московской губерніи (рис. 86).

3) Озера, въ которыхъ лѣтомъ ниже слоя скачка кислородъ совершенно исчезаетъ. Здѣсь окислительные процессы достигаютъ своего максимума. Такой типъ поглощенія Бёрджъ наблюдалъ въ озерѣ Мендота (Висконсинъ) (рис. 87).

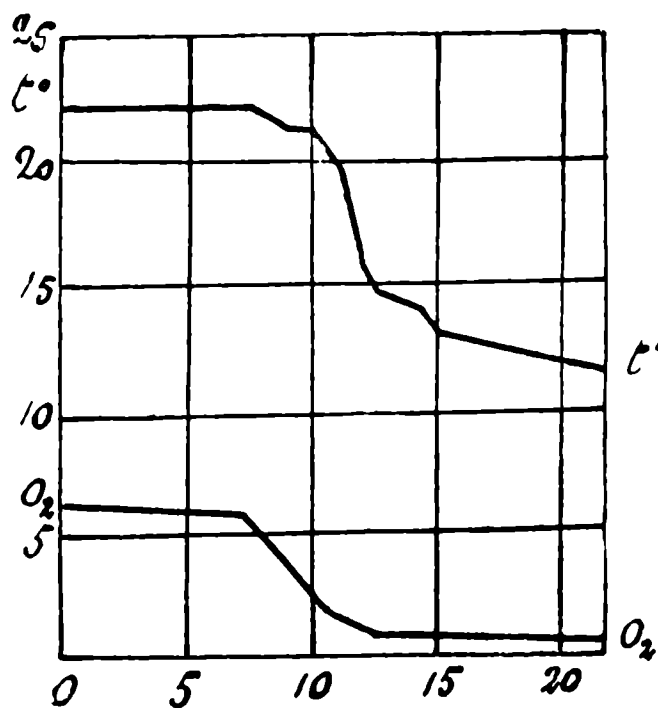


Рис. 87. Вертикальное распределение температуры и кислорода въ озерѣ Мендота 29 іюля 1905 года. Обозн. тѣ же. (По Бёрджу).

зимній — 0,48%. Диаграмма, составленная Бронштедомъ и Везенбергъ-Лундомъ для одного изъ датскихъ озеръ, хорошо иллюстрируетъ годовичныя измѣненія количества кислорода и сильное паденіе его къ концу лѣта (рис. 88).

Исчезновеніе кислорода въ глубинахъ Лебединцевъ называетъ ненормальнымъ типомъ дыханія. Дѣйствительно, оно должно чрезвычайно вредно отражаться на біологіи водоема. Возникаютъ лѣтніе и зимніе заморы на глубинахъ, и вообще продуктивный слой, въ которомъ развивается жизнь, сводится до незначительной толщи. Все это приводитъ къ бѣд-

То же самое удалось констатировать Лебединцеву для ряда озеръ Валдайской возвышенности. При этомъ, кромѣ лѣтняго исчезновенія кислорода на глубинахъ, бываетъ исчезновеніе его также и въ періодъ зимней стагнаціи. Такъ, напримѣръ, для озера Пестово Лебединцевъ указываетъ слѣдующіе глубинные минимумы кислорода: лѣтній — 0,28% и

ности водоема планктономъ, донная фауна также сильно страдаетъ; въ результатъ и практическое значеніе водоема для рыбнаго хозяйства оказывается ничтожнымъ. Дѣйствительно, лишь очень немногіе организмы бываютъ въ состояніи жить въ глубинахъ при отсутствіи въ нихъ кислорода; въ этихъ безжизнен-

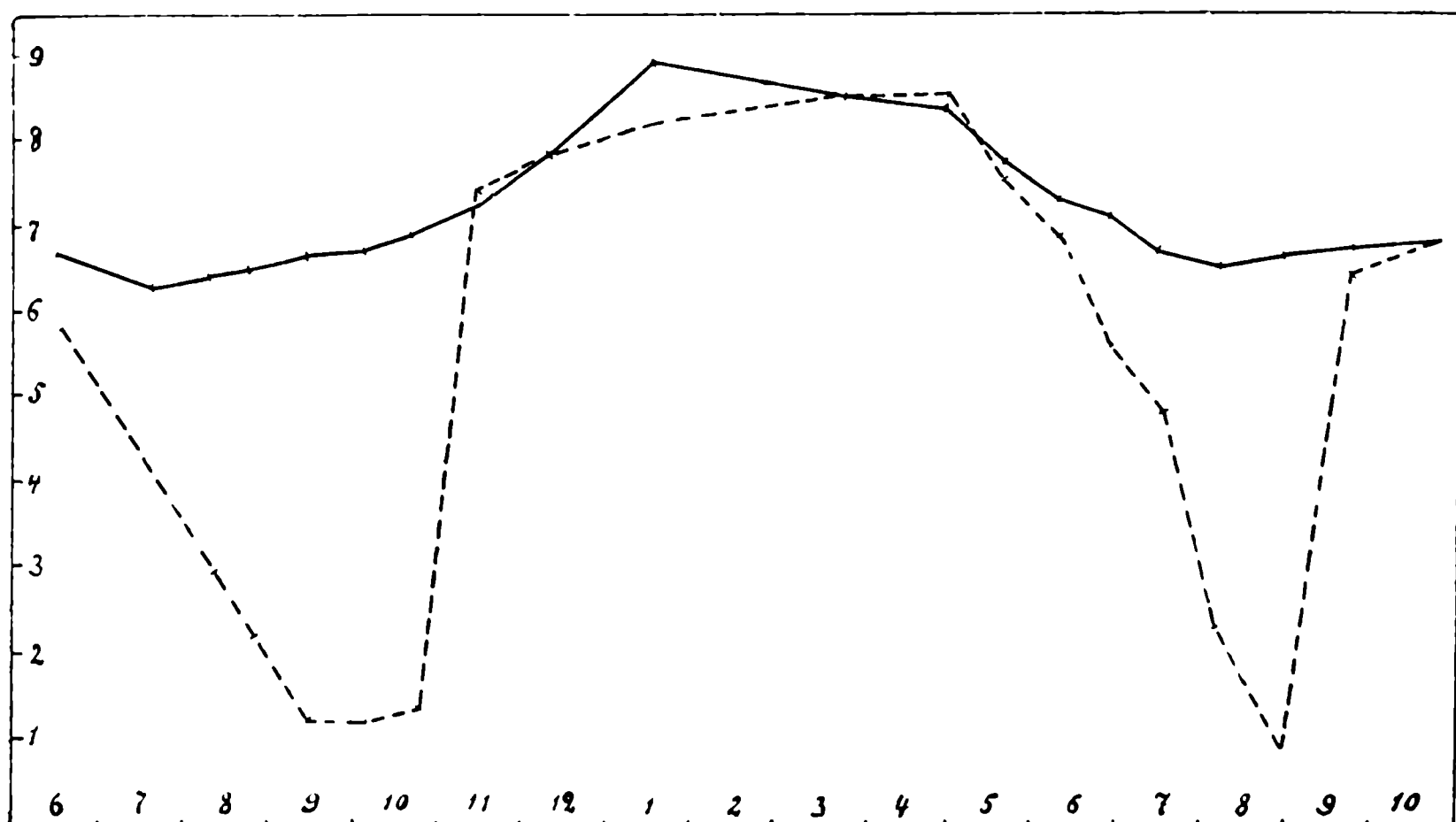


Рис. 88. Распределение кислорода въ Furesee съ 15. vi. 1906 по 29. x. 1907. Непрерывная линия соотвѣтствуетъ содержанію кислорода въ поверхностномъ слое, пунктирная—въ придонномъ. Цифры на горизонтальной оси обозначаютъ мѣсяцы, на вертикальной — количество кислорода «pro mille». (По Бронштеду и Везенбергъ-Лунду).

ныхъ слояхъ можно встрѣтить развѣ только личинку *Corethra*. Впрочемъ и нѣкоторые другіе планктонные организмы могутъ обходиться минимальными количествами кислорода ¹⁾. Во всякомъ случаѣ лишенная

¹⁾ Для *Cyclops cuspidatus* достаточно 0,1‰ кислорода, для *Daphnia longispina* 0,20—0,25‰.

послѣдняго зона содержитъ почти исключительно трупы планктонныхъ существъ.

Исчезновеніе кислорода можетъ вести за собой развитіе новаго газа—сѣрородорода. Послѣдній образуется въ результатѣ разложенія бѣлковыхъ веществъ растительнаго и животнаго происхожденія. Въ нормальныхъ условіяхъ этотъ газъ быстро окисляется до сѣрнокислыхъ содиненій на счетъ свободнаго кислорода, при отсутствіи же послѣдняго накапливается иногда въ значительныхъ количествахъ. (То же явленіе наблюдается и въ моряхъ; такъ, на примѣръ, глубины Чернаго моря, начиная приблизительно метровъ съ двухсотъ, оказываются безжизненными, благодаря развитію сѣрородорода; подобную картину мы видимъ и въ Каспійскомъ морѣ, но только въ наиболѣе глубокихъ мѣстахъ у дна).

Углекислота находится въ водѣ различныхъ водоемовъ не только въ свободномъ состояніи, растворенной, какъ кислородъ, но также въ видѣ связанной (и полусвязанной) съ растворенной въ водѣ известью. Поэтому, какъ мы увидимъ далѣе, количества этихъ веществъ стоятъ въ извѣстной взаимной связи.

По своему вертикальному распредѣленію углекислота сходна съ кислородомъ въ томъ смыслѣ, что въ періоды осенней и весенней полной циркуляціи возникаетъ равномерное распредѣленіе газа отъ поверхности до дна, а въ періоды стагнаціи и неполной циркуляціи—неравномерное. Но на этомъ сходство кончается; количества же угольной кислоты болѣе или менѣе обратно пропорціональны количествамъ кислорода. Это вполне понятно, такъ какъ, съ одной стороны, углекислота образуется при окисли-

тельныхъ процессахъ, поглощающихъ кислородъ, а съ другой,—водоросли выдѣляютъ послѣдній, питаюсь на счетъ углекислоты. Поэтому въ періодъ лѣтней стагнаціи верхніе слои могутъ очень сильно обѣднѣть углекислотой, благодаря потребленію ея развивающимися въ массахъ водорослями¹⁾. Въ глубинахъ же въ этотъ періодъ количество углекислоты возрастаетъ. Соотвѣтственно распредѣленію водорослей озеро можетъ быть раздѣлено на двѣ зоны—поверхностную, гдѣ благодаря жизнедѣятельности водорослей преобладаютъ процессы образованія органическаго вещества (зона фотосинтеза), и болѣе глубокую, гдѣ на первый планъ выступаютъ процессы органическаго распада (зона разложенія). Во второй зонѣ, какъ мы видѣли выше, количество угольной кислоты лѣтомъ возрастаетъ. Но такъ какъ послѣдняя не выносится на поверхность, а въ глубинахъ процессы фотосинтеза подавлены, то она оказывается исключенной изъ біологическаго круговорота. Правда, осенью вертикальные токи вынесутъ ее въ поверхностные слои, но въ это время періодъ максимальнаго развитія водорослей уже окончился и запасы угольной кислоты останутся неиспользованными.

Въ виду сказаннаго, озера съ узкой береговой полосой оказываются въ неблагопріятныхъ условіяхъ въ смыслѣ круговорота угольной кислоты. Дѣйствительно, отмирающіе и погружающіеся въ глубину организмы постоянно будутъ увлекать съ собою и уносить въ зону разложенія запасы углерода. Вслѣдствіе

¹⁾ Иногда углекислоту вовсе не удастся практически обнаружить (при анализѣ) въ этихъ слояхъ, такъ какъ она потребляется непосредственно послѣ своего образованія.

этого жизнь поверхностныхъ слоевъ будетъ терпѣть недостатокъ въ этомъ элементѣ. Наоборотъ, въ озерахъ съ широкой береговой полосой мертвые организмы, упавъ на дно въ предѣлахъ этой полосы, не выйдутъ изъ зоны фотосинтеза, находящійся въ нихъ углеродъ послѣ ихъ разложенія вновь войдетъ въ общій круговоротъ. Кромѣ того, разложеніе остатковъ высшихъ растеній, живущихъ въ береговой полосѣ, и другіе процессы такого же характера будутъ обогащать углекислотой зону фотосинтеза. Въ результатѣ такихъ отношеній понятно, почему при прочихъ равныхъ условіяхъ озера съ широкой береговой полосой обладаютъ гораздо болѣе высокой производительностью, чѣмъ тѣ, у которыхъ эта полоса узка.

Иногда содержаніе растворенной углекислоты доходитъ до величины, превышающей ея парціальное давленіе въ атмосферѣ; въ такомъ случаѣ поверхностный слой начинаетъ утрачивать часть углекислоты въ воздухъ.

Теоретически можно было бы ожидать правильныхъ суточныхъ измѣненій количества изучаемыхъ нами газовъ (особенно въ поверхностныхъ слояхъ) вслѣдствіе образованія ночью углекислоты и поглощенія кислорода при дыханіи планктонныхъ организмовъ, съ одной стороны, и обратнаго процесса, происходящаго днемъ при питаніи растеній, съ другой. Но фактически эти колебанія до сихъ поръ не удалось установить съ достаточною точностью.

Зависимость количества углекислоты отъ растворенной въ водѣ извести заключается въ томъ, что кромѣ свободной углекислоты большіе запасы ея

могутъ находиться въ связанномъ, а, главное, полусвязанномъ состояніи ¹⁾). Изъ послѣдняго они могутъ быть легко освобождены (при переходѣ двууглекислыхъ солей въ углекислыя), а потому такіе запасы очень важны для растительныхъ организмовъ. Вслѣдствіе этого въ озерахъ съ жесткой водой водорослямъ не приходится сталкиваться съ недостаткомъ углекислоты, и онѣ могутъ пышно развиваться, въ то время какъ въ озерахъ съ водой мягкой ихъ размноженіе можетъ постоянно тормозиться недостаточнымъ питаніемъ.

А з о т ъ. Хотя присутствіе въ водѣ въ сколько-нибудь значительныхъ количествахъ азотистыхъ соединений (особенно амміака и азотистой кислоты) является показателемъ загрязненія водоема, но извѣстный процентъ этихъ веществъ необходимъ, такъ какъ иначе водорослямъ было бы неоткуда добывать азотъ для образованія бѣлковъ. На счетъ происшедшаго такимъ образомъ растительнаго бѣлка строить свое тѣло и бѣольшая часть животныхъ организмовъ планктона.

Азотистыя соединенія образуются въ водѣ при распадѣ бѣлковъ отмирающихъ представителей планктона; кромѣ того значительное количество ихъ вносится въ водоемы уже въ готовомъ видѣ, вмѣстѣ съ водой, приносящей продукты распада различныхъ наземныхъ существъ. Наконецъ, въ планктонѣ мы можемъ найти и такіе организмы, которые способны къ усвоенію свободнаго, раствореннаго въ водѣ азота. Мы знаемъ, насколько послѣдній процессъ важенъ

¹⁾ Т.-е. въ видѣ углекислыхъ и двууглекислыхъ солей.

для предупрежденія «азотнаго голода». Первоначально Рейнке удалось найти обитающихъ на Volvox бактерій, которыя обладали способностью переводить свободный азотъ въ сложныя органическія соединенія. Позже Кейтнеръ показалъ, что бактеріи съ такимъ фізіологическимъ характеромъ распространены чрезвычайно широко въ водоемахъ различного типа. При этомъ оказалось, что онѣ принадлежатъ къ двумъ слѣдующимъ видамъ:

1) *Asotobacter Chroococcum* — бактеріи, требующія для своего развитія присутствія свободного кислорода.

2) *Clostridium Pasteurianum* — форма анаэробная, живущая въ отсутствіи кислорода. Она развивается въ глубокихъ, безжизненныхъ, лишенныхъ кислорода частяхъ водоемовъ. Поэтому такія зоны, на первый взглядъ совершенно лишенные значенія для водныхъ организмовъ, на самомъ дѣлѣ также играютъ свою роль; въ нихъ при посредствѣ *Clostridium* бездѣятельный, растворенный въ водѣ азотъ переходитъ въ сложныя органическія соединенія, могущія стать источникомъ азота и для другихъ представителей планктона.

Что касается другихъ минеральныхъ веществъ, то мы остановимся только на двухъ изъ нихъ, роль которыхъ для планктонныхъ организмовъ наиболѣе велика и лучше выяснена, а именно на извести и кремнеземѣ.

Въ разныхъ водоемахъ количество растворенной въ водѣ и з в е с т и можетъ быть весьма различно въ зависимости отъ химическаго характера притекающихъ водъ, отъ геологическаго строенія мѣстности,

количества растворенной углекислоты и т. д. Точно также оно колеблется въ различные времена года въ связи съ дѣятельностью организмовъ и подъ вліяніемъ ряда другихъ причинъ, о которыхъ рѣчь ниже. Особенно характерны эти колебанія въ озерахъ, богатыхъ известью. Въ періоды полной циркуляціи наблюдается равномерное вертикальное распределѣніе извести (какъ и другихъ химическихъ веществъ). Во время же стагнаціи и неполной циркуляціи намѣчается извѣстная разница въ содержаніи извести въ отдѣльныхъ слояхъ. Въ общемъ получается такая картина, что послѣ періодовъ циркуляціи у дна количество извести увеличивается, а на поверхности уменьшается. Причина измѣненія концентраціи въ богатыхъ известью озерахъ заключается въ явленіяхъ ея отложенія, которое постоянно совершается въ такихъ водоемахъ. Мы указывали ранѣе, что растворимость углекислой извести стоитъ въ зависимости отъ количества растворенной въ водѣ углекислоты. Чѣмъ больше послѣдней, тѣмъ болѣе значительныя количества извести могутъ перейти въ растворъ. Поэтому въ лѣтній періодъ стагнаціи, когда содержаніе углекислоты въ верхнихъ слояхъ благодаря дѣятельности водорослей сильно уменьшается, часть растворенной извести должна выпадать въ твердомъ видѣ. Не всегда однако выпавшія частицы достигнутъ дна, такъ какъ въ это время глубины обогащаются углекислотой и поэтому оказываются въ состояніи растворять приходящіе сверху новые запасы извести. Иногда даже нѣкоторое количество этого вещества, уже находящееся въ донныхъ осадкахъ, вновь переходитъ въ растворъ подъ вліяніемъ углекислоты.

Кромѣ выдѣленія извести при помощи химическихъ процессовъ, то же самое можетъ происходить благодаря жизнедѣятельности организмовъ, концентрирующихъ въ себѣ углекислый кальцій. Несомнѣнно, извѣстная роль въ этомъ отношеніи должна принадлежать и планктоннымъ водорослямъ, съ отмершими оболочками которыхъ часть извести падаетъ на дно. Однако въ настоящее время участіе прѣсноводныхъ водорослей въ этомъ процессѣ совершенно не выяснено,—гораздо яснѣе выражена роль организмовъ береговой зоны. Ея растенія часто концентрируютъ въ своихъ тканяхъ массы углекислой извести; такъ, на примѣръ, въ листьяхъ нѣкоторыхъ рдестовъ количество послѣдней оказалось въ десять разъ больше по вѣсу, чѣмъ вѣсъ сухого органическаго вещества самихъ листьевъ. Точно также извлекаютъ ее въ большомъ количествѣ моллюски для построения своихъ раковинъ.

Такимъ образомъ, если воды, протекающія черезъ озеро, богаты известью, то онѣ постоянно оставляютъ часть ея на днѣ водоема, причемъ особенно важную роль въ этомъ процессѣ играютъ организмы береговой зоны; «озера тѣмъ богаче известью, чѣмъ шире ихъ литторальная зона», говоритъ Бронштедъ.

Содѣйствуя развитію извѣстныхъ организмовъ, известь въ то же время оказывается вредной для нѣкоторыхъ формъ. Такъ, на примѣръ, *Holopedium gibberum* живетъ только въ бѣдныхъ этимъ веществомъ озерахъ. Въ водоемахъ Юры (известковыя Альпы) онѣ отсутствуетъ, но зато очень часто встрѣчается въ озерахъ главнаго альпійскаго хребта, лежащихъ на горныхъ породахъ другого

типа и обладающихъ водою съ незначительнымъ содержаніемъ извѣстѣи.

Присутствіе кремнезема чрезвычайно важно потому, что большая группа планктонныхъ растеній—діатомей—строятъ изъ него свои оболочки. Благодаря этому въ періодъ развитія діатомей (весна и осень) изъ воды извлекается значительное количество кремнезема. При отмираніи водорослей оболочки ихъ должны падать на дно, и такимъ образомъ озеро до извѣстной степени «декремнируетъ» проходящую черезъ него воду. Однако далеко не всегда оболочки отмершихъ діатомей дѣйствительно достигаютъ дна. Погруженіе мертвыхъ организмовъ идетъ чрезвычайно медленно,—часто въ глубокихъ слояхъ озера встрѣчаются во взвѣшенномъ состояніи оболочки такихъ формъ, которыя уже двѣ-три недѣли тому назадъ исчезли изъ поверхностныхъ слоевъ. При этомъ можетъ происходить медленное раствореніе кремнезема, такъ что, если озеро достаточно глубоко, то дна достигаютъ только болѣе толстыя, грубыя оболочки, въ чемъ легко убѣдиться, просматривая подъ микроскопомъ верхніе слои ила. Въ результатъ глубины иногда замѣтно обогащаются кремнеземомъ. Такъ, напримѣръ, въ одномъ изъ озеръ Даніи въ началѣ октября наблюдалось вымирание *Fragillaria*. Ея оболочки тонули, растворялись и благодаря этому вода на глубинѣ 30 метровъ оказалась въ 2,5 раза богаче кремнеземомъ по сравненію съ поверхностной.

Наконецъ, необходимо упомянуть о присутствіи въ природныхъ водахъ большаго или меньшаго количества органическихъ веществъ. Они

образуются на счетъ попадающаго различнымъ образомъ въ воду детрита, а также благодаря разложенію отмирающихъ растительныхъ и животныхъ организмовъ; особенно много ихъ бываетъ въ озерахъ, берега которыхъ охвачены торфяными болотами. Въ послѣднихъ всегда въ изобиліи присутствуютъ растворимыя «гуминовыя» вещества, придающія торфянымъ водамъ темно-бурый цвѣтъ. Иногда, особенно весною, когда въ озеро съ болотъ идетъ много воды, окраска послѣдней и въ самомъ водоемѣ становится очень рѣзко выраженной. Наконецъ, многіе водоемы (пруды, рѣки) обогащаются органическими веществами подъ вліяніемъ хозяйственной дѣятельности человѣка, который спускаетъ въ воду самые разнообразныя отбросы. Въ большинствѣ случаевъ такое загрязненіе очень вредно отражается на жизни водоема, вызывая развитіе бактерій, грибковъ и уничтожая обычныхъ представителей фауны и флоры. Однако не надо думать, что присутствіе органическихъ веществъ мы должны считать всегда и вообще вреднымъ для водоема. Ихъ вліяніе на біологію послѣдняго можетъ сказываться слѣдующимъ образомъ. Прежде всего они могутъ способствовать развитію цѣлой серіи организмовъ, питающихся на ихъ счетъ и въ свою очередь идущихъ на пищу болѣе высоко организованнымъ существамъ. Поэтому, если водоемъ не загрязненъ чрезмерно, если такое загрязненіе не мѣшаетъ жизни его обычныхъ обитателей, то они могутъ, благодаря изобилію пищи развиться очень пышно. Въ практическомъ рыбоводствѣ не безъ успѣха дѣлались опыты «удобренія» рыбоводныхъ прудовъ различными отбросами (даже

навозомъ), причемъ наблюдался очень хорошій ростъ рыбы въ связи съ изобиліемъ идущихъ ей на пищу организмовъ. Конечно, такое «удобреніе» должно производить очень осторожно, чтобы не вызвать загниванія водоема¹⁾. При распадѣ органическихъ веществъ образуется рядъ новыхъ химическихъ соединеній — уже неорганическихъ. Многія изъ нихъ могутъ также оказаться очень важными для водныхъ существъ, таковы, напримѣръ, соли азотной кислоты. Конечно, при этихъ процессахъ распада, съ одной стороны, развиваются вещества, могущія при извѣстной концентраціи отравить водоемъ, а съ другой,—поглощаются находящіеся въ послѣднемъ запасы кислорода. Отсюда при накопленіи слишкомъ большого количества органическихъ веществъ возникаетъ опасность для населенія водоема. Въ загрязненныхъ до крайней степени деревенскихъ прудахъ зимою, когда они не провѣтриваются, происходитъ полное поглощеніе кислорода, вода «сдыхается» и наступаетъ «заморъ».

Мы не говорили еще о нѣкоторыхъ веществахъ, находящихся въ растворенномъ состояніи въ естественныхъ водахъ и имѣющихъ значеніе для организмовъ планктона. Таковы между прочимъ соединенія щелочныхъ металловъ и соли фосфорной кислоты. И то, и другое представляетъ необходимое условіе существованія жизни вообще. Но по отношенію къ роли этихъ веществъ въ естественныхъ водахъ мы знаемъ еще очень мало, особенно въ примѣненіи къ

¹⁾ Припомнимъ также, какое важное значеніе имѣютъ органическія вещества для питанія водныхъ животныхъ по воззрѣніямъ Пюттера.

планктону. Поэтому на нихъ мы и не будемъ останавливаться. Повидимому, въ общемъ, количество ихъ въ растворѣ достаточно для планктона. Однако надо отмѣтить, что возможны случаи, когда отъ одного изъ такихъ веществъ будетъ зависѣть все развитіе жизни водоема. Хотя они необходимы въ очень малыхъ количествахъ, но все же необходимы. Еще Либихъ установилъ извѣстный физиологическій «законъ минимума», сущность котораго заключается въ томъ, что развитію растенія ставится предѣлъ тѣмъ питательнымъ веществомъ, которое присутствуетъ въ наименьшемъ (относительно) количествѣ. Этому закону придаютъ теперь еще болѣе широкое значеніе и съ извѣстными ограниченіями распространяютъ его и на животныхъ. Совершенно понятно, что какія бы удобныя для развитія растительной жизни физико-химическія условія не представлялъ водоемъ, растительная жизнь разовьется слабо, если въ немъ слишкомъ мало углекислоты; въ этомъ скажется дѣйствіе закона минимума. Точно такое же явленіе можно теоретически допустить въ какомъ-либо специальномъ случаѣ и по отношенію къ другимъ упомянутымъ выше веществамъ и тогда отсутствіе той или иной щелочной соли или фосфорной кислоты сведетъ къ нулю всю жизнь водоема.

VIII.

СЕЗОННЫЯ ИЗМѢНЕНІЯ СОСТАВА ПЛАНКТОНА И КОЛЕБАНІЯ ЭТОГО СОСТАВА ВЪ РАЗЛИЧНЫЕ ГОДЫ.

Въ теченіе года планктонъ въ цѣломъ измѣняется чрезвычайно рѣзко и въ количественномъ, и въ качественномъ отношеніи. Одни виды смѣняютъ другіе, то тѣ, то иные классы организмовъ получаютъ господство; наконецъ, постоянно колеблется количественныя отношенія между животными и растеніями. Среди отдѣльныхъ представителей планктона мы встрѣчаемъ, съ одной стороны, такихъ, которые живутъ въ теченіе цѣлаго года, съ другой,—появляющихся только въ опредѣленные сезоны. Примѣромъ первой группы можетъ служить обыденная коловратка *Anuraea scchlearis*, примѣромъ второй—сине-зеленая водоросль *Arhanizomenon flos aquae*, развивающаяся только въ періодъ высокихъ лѣтнихъ температуръ. Коловратка *Conochiloides natans* представляетъ, наоборотъ, типичный холодноводный (т.-е. зимній) видъ.

Вообще максимумъ развитія растительныхъ формъ приходится обычно на лѣто; хотя иногда возможно и

зимнее интенсивное размноженіе водорослей¹⁾, но количество развивающихся растеній, понятно, неизмѣримо ниже лѣтняго максимума. Зимой общее количество планктона сильно падаетъ, причемъ исчезаетъ гораздо болѣе растительныхъ организмовъ, чѣмъ животныхъ, и послѣдніе (особенно *Copepoda*) получаютъ преобладаніе.

Конечно отдѣльные водоемы оказываются чрезвычайно отличными другъ отъ друга въ смыслѣ сезонныхъ измѣненій ихъ планктона. Различіе можетъ итти настолько далеко, что одни изъ нихъ оказываются населенными планктономъ въ теченіе всего года, въ то время какъ другіе на извѣстный періодъ его лишаются. Болѣе постоянными въ этомъ отношеніи являются, конечно, крупные водоемы, на примѣръ, озера, вода которыхъ не такъ значительно зависитъ отъ временныхъ вліяній. Наоборотъ, мелкіе, сильно загрязненные пруды зимою подо льдомъ «сдыхаются», и жизнь на это время совершенно или почти совершенно замираетъ²⁾.

Не говоря уже о такихъ крайнихъ различіяхъ, въ водоемахъ, даже лежащихъ почти рядомъ, могутъ

¹⁾ Этотъ зимній максимумъ обусловливается, конечно, иными формами, чѣмъ лѣтній. Глубокое озеро однажды зимою изобиловало водорослью *Gomphosphaeria* (лѣтомъ преобладала *Arhanizomenon*). Въ Цюрихскомъ озерѣ максимумъ *Oscillatoria* былъ отмѣченъ 2 декабря (новаго стиля).

²⁾ Въ случаѣ, если возникаетъ неожиданное зимнее загрязненіе водоема, можетъ получиться подобная же картина. Такъ, на примѣръ, въ большихъ Люблинскихъ прудахъ подъ Москвою зимою всегда имѣлся планктонъ. Но въ зимній періодъ 1910—11 года въ нихъ случился сильный заморъ рыбы, погибшей благодаря спуску нефти съ одного завода. Вода была испорчена, и планктонные ловы ранней весной 1911 года оказались совершенно безжизненными.

быть очень несходныя физико-химическія условія, отражающіяся на ихъ годовомъ циклѣ. Конечно, на характеръ послѣдняго больше всего сказывается температура. Но температура водоема зависитъ прежде всего отъ глубины его. Далѣе, даже при равной глубинѣ, термическій характеръ двухъ близкихъ водоемовъ можетъ быть весьма различенъ. Мы уже видѣли, какое большое значеніе имѣетъ для прогрева глубинъ вѣтеръ, дѣйствіе же его въ значительной степени зависитъ отъ расположенія водоема, характера его береговъ, высоты ихъ, присутствія или отсутствія на нихъ лѣса, величины водной поверхности и т. д. Наконецъ, на температуру воды оказываетъ большое вліяніе ея прозрачность. Чѣмъ послѣдняя больше, тѣмъ водоемъ глубже и равномернѣе прогревается. Очень рѣзкій примѣръ такого значенія прозрачности мы видѣли выше.

Такимъ образомъ каждый водоемъ въ зависимости отъ своихъ физико-химическихъ особенностей можетъ и въ годовомъ циклѣ планктона проявлять болѣе или менѣе яркую индивидуальность.

Прослѣдимъ общую картину годовыхъ измѣненій планктона, взявъ для примѣра озеро средней полосы Европы.

Весною мы встрѣчаемъ преобладаніе *Copepoda*; растительный планктонъ состоитъ почти исключительно изъ діатомей, особенно часто въ это время преобладаетъ *Melosira*. Очень характерную для этого періода микрофотографію мы находимъ у датскаго изслѣдователя Везенбергъ - Лунда (рис. 89). Постепенно начинаютъ появляться, сначала въ единичныхъ экземплярахъ, а затѣмъ и помногу, лѣтнія

формы. Діатомей еще много, но обычно на первый планъ выступаютъ уже иные виды (рис. 90). Размножаются лѣтнія разновидности дафній, появляются коловратки—*Rattulus carucinus*, лѣтнія формы *Anuraea cochlearis* и т. д. Діатомеи понемногу утрачиваютъ свою преобладающую роль (для большинства

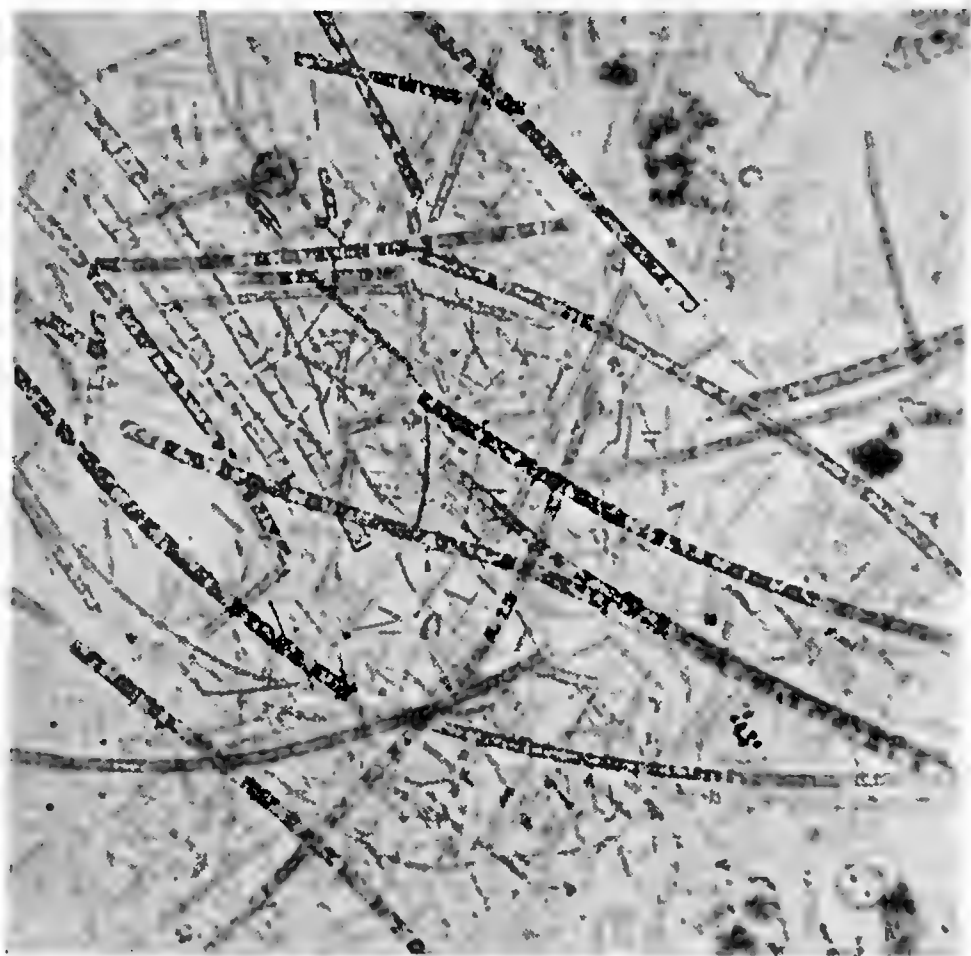


Рис. 89. Планктонъ Julef (Данія) 5 апрѣля 1902 года (н. ст.). Преобладаніе *Melosira*. (По микрофотографіи Везенбергъ — Лунда).

планктонныхъ діатомей оптимальная температура 15—16° С.), и ихъ мѣсто занимаютъ жгутиконосныя, на примѣръ, *Ceratium* (или *Dinobryon*). Вода при этомъ можетъ пріобрѣсти, въ зависимости отъ количества послѣднихъ, желто-бурую окраску. Температура поднимается все болѣе и болѣе, и, наконецъ, превышаетъ оптимальную для *Ceratium*; начинаютъ раз-

виваться синезеленая водоросли, оптимумъ которыхъ лежитъ выше.



Рис. 90. Планктонъ Furesø (Данія), 7 іюня 1901 г. (нов. ст.). Преобладають діатомеи *Fragillaria*, *Tabellaria*. Изъ животныхъ видны *Notholca longispina*, *Triarthra longiseta*. (По микрофот. Везенбергъ-Лунда).

Такимъ образомъ мы видимъ, что температура опредѣляетъ время вступленія въ составъ планктона различныхъ организмовъ. А такъ какъ ходъ ея, съ одной стороны, различенъ въ разныхъ озерахъ, а съ другой,—не одинаковъ и въ одномъ и томъ же водоемѣ въ отдѣльные годы, то намъ становится понятнымъ разнообразіе наблюдаемыхъ картинъ.

Такъ, на примѣръ, извѣстная форма можетъ давать за лѣтній періодъ то одинъ, то два максимума своего развитія. Предположимъ, что ея оптимальная температура 19° . Когда водоемъ достигнетъ этой температуры, наша форма (въ случаѣ, если не помѣшаютъ какія-либо привходящія обстоятельства) дастъ свой максимумъ. Прогрѣваніе идетъ далѣе, условія становятся менѣе благоприятными, и она уменьшается въ числѣ, уступая мѣсто другому виду, обладающему болѣе высокой оптимальной температурой. Если послѣдняя не будетъ слишкомъ превзойдена, то этотъ новый видъ дастъ одинъ максимумъ, первая же форма можетъ дать и второй, когда насту-

павшее охлажденіе вновь вернуть водоемъ къ ея оптимальной температурѣ.

Въ сосѣдномъ водоемѣ, гдѣ по тѣмъ или инымъ причинамъ температура не поднимается выше 19—20 градусовъ, первая форма будетъ имѣть только одинъ максимумъ. То же можетъ случиться съ нею въ будущемъ году и въ первомъ изъ рассмотрѣнныхъ нами водоемовъ, если лѣто будетъ болѣе холодное и вода не успѣетъ прогрѣться такъ сильно, какъ годъ тому назадъ.

Черезъ нѣкоторое время синезеленыя достигаютъ такого развитія, что вызываютъ цвѣтеніе, оттѣнокъ



Рис. 91. Планктонъ Julsf (Данія), 1 августа 1901 г. (н. ст.). Преобладаетъ *Arhanizomenon flos aquae*. Въ центрѣ *Anabaena spiroides*. (По микрофотографіи Везенбергъ-Лунда).

котораго, понятно, совершенно иной, чѣмъ при цвѣтеніи діатомеями или *Seratium*. Количество этихъ водорослей часто бываетъ грандіозно (рис. 91). Иногда, раннимъ тихимъ утромъ, когда онѣ всплываютъ на поверхность, изъ-за нихъ не видно воды,—весь водоемъ покрытъ сверху сплошной оливково-зеленой пленкой, причемъ самая поверхность ея, приподни-

маемая болѣе глубокими слоями, можетъ даже подсыхать. Конечно, первый же вѣтерокъ разрываетъ эту пленку, и при дальнѣйшемъ движеніи воздуха, вызывающемъ хотя бы легкую рябь, она исчезаетъ и водоросли опускаются на нѣкоторую, обычно очень незначительную, глубину.

Разныя озера цвѣтутъ различными синезелеными водорослями, иногда то же самое наблюдается въ разные годы и въ одномъ и томъ же водоемѣ. Такъ, на примѣръ, Глубокое озеро Московской губерніи обыкновенно цвѣтетъ *Aphanizomenon flos aquae*, но бывали годы, когда эта форма замѣнялась *Anabaena flos aquae*. Водоемы равнинъ цвѣтутъ въ разгаръ лѣта водорослями съ довольно высокимъ температурнымъ оптимумомъ, въ болѣе холодныхъ альпійскихъ озерахъ отсутствуютъ тѣ синезеленыя, оптимальная температура которыхъ выше 20° С. Наконецъ, въ планктонѣ озеръ Исландіи эти водоросли вообще не встрѣчаются (кромѣ случайно-планктонныхъ формъ). Наоборотъ, въ тропическихъ озерахъ синезеленыя должны играть особенно значительную роль. Время цвѣтенія въ зависимости отъ хода температуры можетъ падать на разные мѣсяцы ¹⁾).

Съ началомъ охлажденія водоема синезеленыя постепенно утрачиваютъ свою роль и послѣ нихъ наступаетъ обычно второй періодъ развитія діатомей. Конечно, послѣднія могутъ принадлежать и не къ тѣмъ видамъ, которые преобладали во время весенняго максимума, такъ какъ размноженіе ихъ зависитъ не только отъ температуры, но и отъ ряда другихъ факторовъ. Среди діатомей есть такія формы, которыя достигаютъ максимума только однажды,

¹⁾ Часто терминъ «цвѣтеніе» употребляется въ болѣе узкомъ смыслѣ—въ примѣненіи только къ тѣмъ случаямъ, когда на поверхности водоема появляется описанная выше пленка. Простая же окраска воды, происходящая отъ развитія водорослей, исключается изъ объема этого понятія.

Въ такомъ узкомъ смыслѣ цвѣтеніе представляетъ скоропреходящее явленіе, такъ какъ продолжается обычно всего нѣсколько часовъ подрядъ.

съ другой стороны, есть виды, имѣющіе обыкновенно по два максимума (*Fragillaria*).

Зимою діатомеи не исчезаютъ совершенно, часть ихъ оказывается стойкой по отношенію къ низкимъ температурамъ и потому сохраняется и на зиму, только въ меньшемъ числѣ; есть даже формы, для которыхъ такая температура представляется оптимальной. Такъ, напримѣръ, въ озерахъ Германіи *Cumatorpleura* достигаетъ своего максимума въ мартѣ или апрѣлѣ при 3—4° С.

Изъ животныхъ на зимній періодъ остаются нѣкоторыя коловратки (*Notholca longispina*), въ общемъ же въ это время преобладаніе принадлежитъ рачкамъ, особенно *Copepoda*.

Надо однако отмѣтить, что очень трудно говорить о годичномъ циклѣ и объ оптимумахъ того или иного вида въ его цѣломъ. Необходимо помнить, что видъ, представляющій въ систематическомъ смыслѣ нѣчто цѣльное, въ біологическомъ иногда распадается на рядъ «біологическихъ расъ», циклы которыхъ могутъ быть весьма различны. Это касается не только обитателей водоемовъ, сильно отличающихся другъ отъ друга. Иногда извѣстный видъ представленъ различными расами даже въ водоемахъ близкаго типа. Такъ, напримѣръ, *Apuraea aculeata* въ альпійскихъ озерахъ является то лѣтней, то зимней формой. *Triarthra longiseta* въ Фирвальдштетскомъ озерѣ даетъ максимумъ зимой, а въ *Neuenburger*—See въ концѣ іюля.

Мелкіе водоемы, какъ мы указывали выше, сильнѣе поддаются внѣшнимъ вліяніямъ, а потому сезонныя измѣненія въ нихъ идутъ менѣе правильно, въ томъ

смыслъ, что въ разные годы получаются совершенно различныя картины. Планктоны, взятые въ одномъ и томъ же прудѣ и въ одинъ и тотъ же сезонъ двухъ слѣдующихъ другъ за другомъ лѣтъ, могутъ оказаться не имѣющими между собою почти ничего общаго по систематическому составу, что хорошо знаетъ всякій работавшій въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ на прудахъ. Извѣстный организмъ, появившійся и сильно размножившійся въ данномъ году, можетъ вновь исчезнуть на длинный рядъ лѣтъ.

Кромѣ температуры на сезонныя измѣненія состава планктона дѣйствуетъ еще рядъ факторовъ; послѣдніе въ свою очередь прямо или косвенно могутъ зависѣть отъ той же температуры). Особенно въ тѣхъ случаяхъ, когда вопросъ идетъ о количественныхъ колебаніяхъ животныхъ организмовъ, нельзя упускать изъ виду ходъ ихъ питанія. Если увеличиваются запасы питательныхъ веществъ, то и видъ, которому они необходимы, можетъ сильно размножиться; когда они уменьшаются,—можетъ быть, въ результатъ усиленнаго ихъ потребленія размножившимися потомками того же вида,—количество представителей послѣдняго начинаетъ быстро падать.

За послѣднее время установлены очень интересныя количественныя взаимоотношенія между болѣ крупными организмами планктона и упоминавшимися выше мельчайшими водными существами—представителями центробѣжнаго планктона, который оказался очень важнымъ источникомъ питанія для многихъ рачковъ и коловратокъ. Выяснилось, что тѣ странныя кривыя размноженія этихъ животныхъ, которыя долго не находили себѣ объясненія и въ двухъ рядомъ

лежащихъ водоемахъ имѣли часто совершенно различный характеръ, стоятъ въ тѣсной зависимости отъ количественныхъ колебаній «центробѣжнаго планктона». Бремъ описываетъ такую картину взаимоотношеній двухъ группъ планктона, которую онъ наблюдалъ въ одномъ очень небольшомъ водоемѣ. Въ концѣ апрѣля центробѣжный планктонъ состоялъ изъ *Gonium tetras* и нѣсколькихъ другихъ формъ, занимавшихъ подчиненное положеніе. Позже произошло измѣненіе и получился монотонный *Euglena*-планктонъ. Но вотъ все сильнѣе и сильнѣе развиваются болѣе крупныя формы. Онѣ живутъ въ значительной степени на счетъ центробѣжнаго планктона. И когда къ 15 іюля крупные организмы достигаютъ своего максимума, центробѣжный планктонъ почти исчезаетъ. Это обстоятельство сейчасъ же сказывается и на самихъ виновникахъ его гибели,—пищи не хватаетъ, и они быстро начинаютъ уменьшаться въ числѣ. При этомъ *Daphnia longispina* даже приступила къ образованію зимнихъ яицъ.

Въ недавно вышедшей статьѣ Диффенбаха и Саксе мы находимъ попытку прослѣдить зависимость количественныхъ колебаній отдѣльныхъ видовъ коловратокъ отъ мельчайшихъ организмовъ, составляющихъ ихъ пищу. Причудливыя кривыя, показывающія количественныя колебанія *Brachionus*, оказываются соотвѣтствующими кривымъ центробѣжнаго планктона; при этомъ, конечно, вершины этихъ кривыхъ не совпадаютъ: максимумъ *Brachionus* слѣдуетъ, болѣе или менѣе запаздывая, за максимумомъ центробѣжнаго планктона (рис. 92).

Подобныя же отношенія между хищниками и ихъ

добычей устанавливаются и среди болѣе крупныхъ организмовъ. Въ одномъ изъ прудовъ Московской губерніи наблюдалось (Любичанковскій), что *Asplanchna brightwellii* питалась исключительно *Anuraea aculeata*. Первоначально послѣднихъ было много и чуть не у каждой *Asplanchna* въ желудкѣ было по двѣ — три *Anuraea*, которыхъ онѣ прекрасно поѣдали, несмотря на длинные шипы ихъ панцырей. Въ серединѣ іюля *Anuraea* осталось очень мало, и *Asplanchna* также сильно упала въ числѣ, причемъ у послѣдней насталъ половой періодъ, связанный съ образованіемъ покоящихся яицъ. Въ августѣ *Anuraea* опять размножилась, а вслѣдъ за ней и *Asplanchna*.

Конечно, въ будущемъ удастся болѣе подробно выяснить также и вліяніе другихъ факторовъ, отражающихся на годовыхъ циклахъ планктонныхъ организмовъ, и только тогда мы будемъ въ состояніи вполне ясно читать соответствующія имъ запутанныя кривыя.

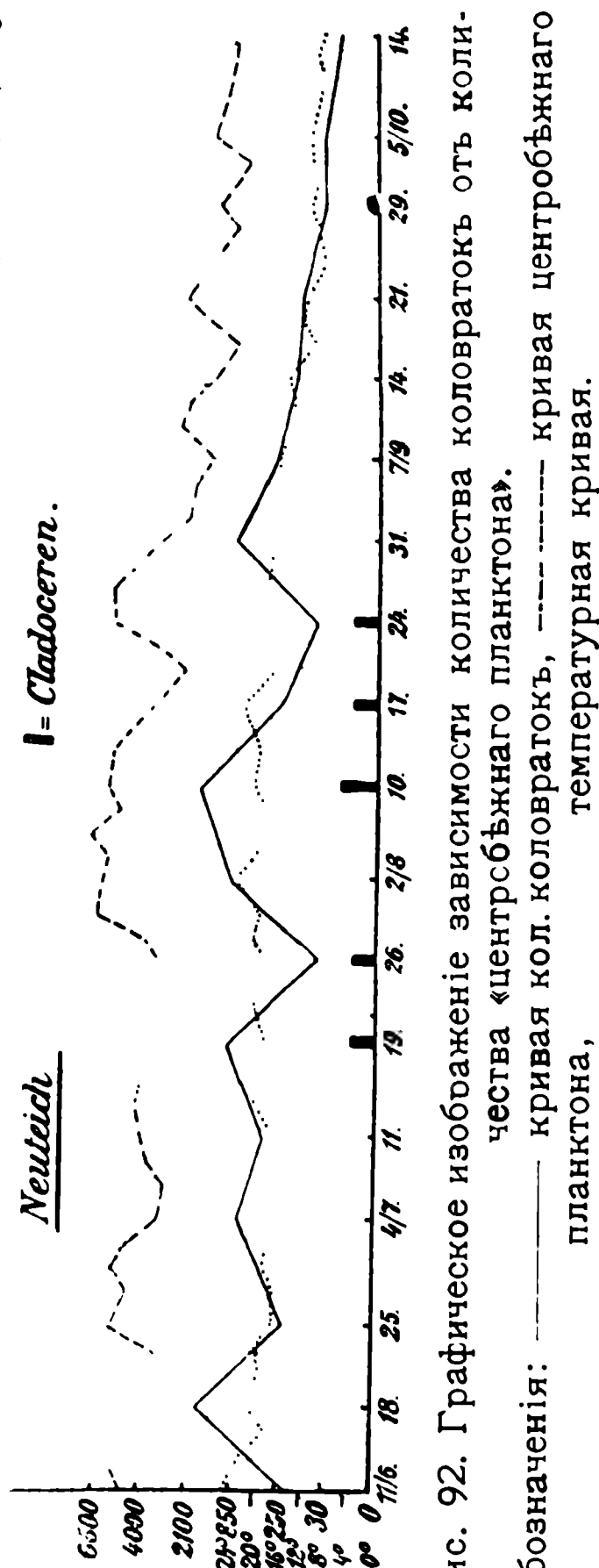


Рис. 92. Графическое изображение зависимости количества коловратокъ отъ количества «центрбѣжнаго планктона». Обозначенія: — кривая кол. коловратокъ, — кривая центрбѣжнаго планктона, — кривая температурная кривая.

ІХ.

ЦИКЛОМОРФОЗЪ ПЛАНКТОННЫХЪ ОРГАНИЗМОВЪ И ИХЪ СЕЗОННЫЯ ВАРІАЦІИ.

1. Цикломорфозъ.

Когда мы рассматривали отдѣльныя составныя группы планктона, мы не встрѣчались съ явленіями такъ называемаго «циклморфоза». Послѣдній заклчается въ слѣдующемъ. Тотъ или иной видъ въ теченіе ряда поколѣній представляетъ опредѣленныя измѣненія, повторяющіяся періодически съ большей или меньшей правильностью. Хорошимъ примѣромъ этого намъ служили нѣкоторыя коловратки, а особенно Cladocera, у которыхъ рядъ партеногенетическихъ поколѣній, состоящихъ только изъ самокъ, смѣняется появленіемъ самцовъ и половымъ періодомъ. Съ разсмотрѣнія такихъ цикловъ мы и начнемъ. Они имѣются не только у животныхъ, но и у растеній; такъ, на примѣръ, наблюдалось, что жгутиковая водоросль Ceratium, размножаясь въ теченіе извѣстнаго времени дѣленіемъ, т.-е. безполымъ путемъ, въ концѣ концовъ переходитъ къ половому размноженію при посредствѣ копуляціи двухъ особей (рис. 93).

По вопросу о цикломорфозѣ особенно много работали надъ дафніями (и отчасти коловратками). Легкость, съ которой дафнії поддаются культурѣ и пере-

носятъ различныя измѣненія условій, дала, возможность не только наблюдать ихъ цикломорфозы въ естественныхъ условіяхъ, но и испытывать, при посредствѣ

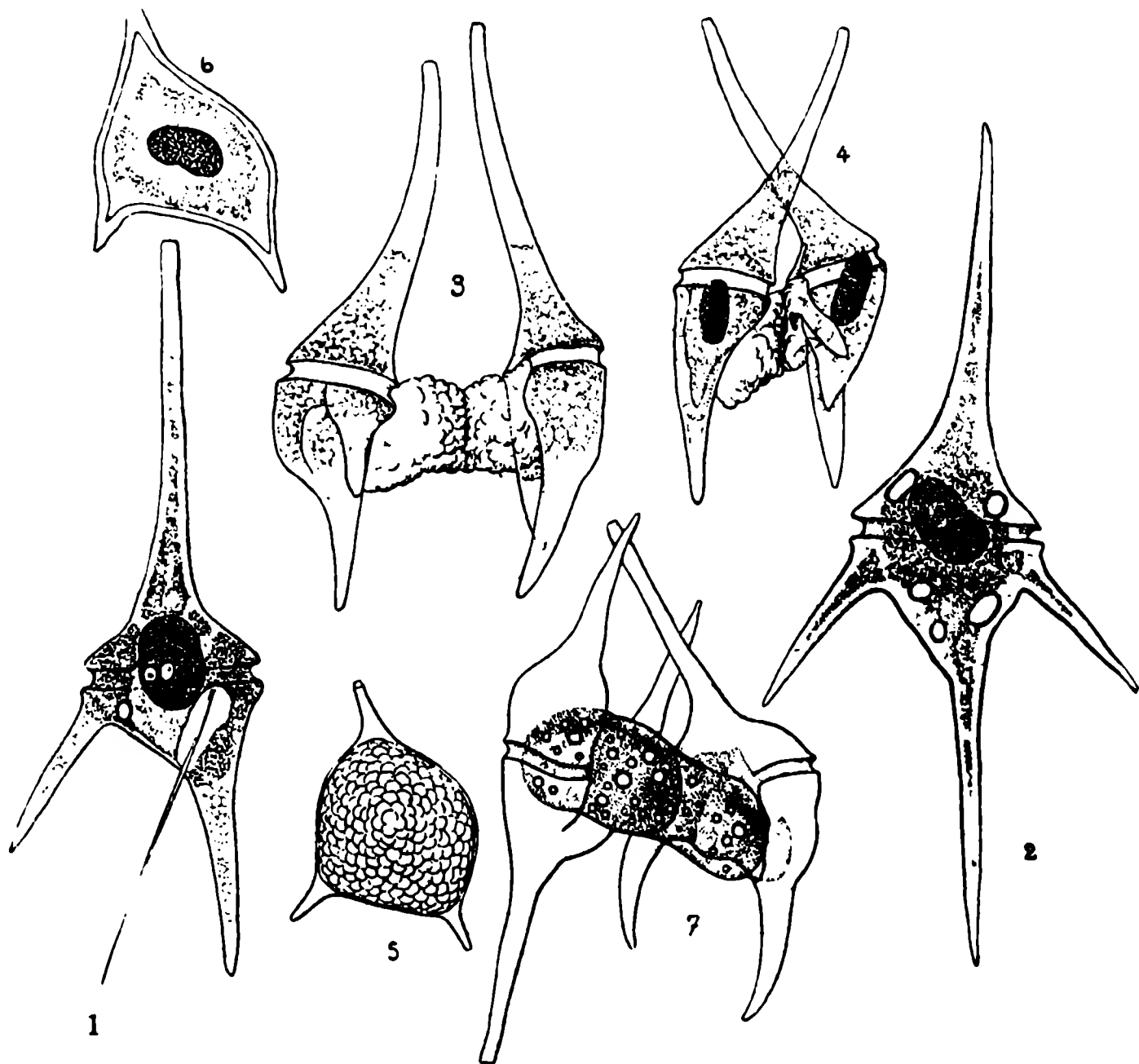


Рис. 93. *Ceratium hirundinella* O. F. M. 1—трехрогая, 2—четыреугогая разновидность, 3, 4, 7 — копуляция, 5, 6—зиготы. (По Г. Энцъ, изъ Франсэ).

такъ или иначе поставленнаго эксперимента, вліяніе на эти циклы различныхъ внѣшнихъ воздѣйствій.

Первоначально предполагалось, что циклъ cadaго вида есть нѣчто какъ бы предустановленное и почти независимое отъ внѣшнихъ условій. Именно въ этомъ

смыслѣ говорили, что такая-то форма является «моноциклической», т.-е. имѣетъ только одинъ половой періодъ въ теченіе года, другая «дициклична», третья «полициклична» и т. д. Сторонникомъ такого воззрѣнія въ наиболѣе категоричной его формулировкѣ былъ Вейсманъ. Онъ говорилъ, что у дафній половой періодъ наступаетъ послѣ строго опредѣленнаго (для каждаго вида различнаго) числа партеногенетическихъ поколѣній и что никакія внѣшнія вліянія не въ состояніи ни увеличить, ни уменьшить это число.

Однако въ дальнѣйшемъ, съ одной стороны, выяснилось, что во многихъ случаяхъ удастся видоизмѣнить эти циклы при посредствѣ эксперимента, а съ другой, что у одного и того же вида въ различныхъ мѣстностяхъ и водоемахъ циклы значительно отличаются другъ отъ друга.

Попытки измѣнить циклы дафній путемъ эксперимента стоятъ въ тѣсной связи съ проблемой, выходящей уже изъ рамокъ гидробиологіи, а именно, съ вопросомъ объ образованіи пола. Дѣйствительно, если мы пытаемся, напримѣръ, вызвать преждевременное наступленіе полового періода, то это значитъ, что мы хотимъ заставить дафній дать поколѣніе, состоящее не только изъ самокъ, но и изъ самцовъ. При обратной постановкѣ опыта мы, наоборотъ, стремимся подавить развитіе мужского пола. Какъ извѣстно, этотъ вопросъ не только не рѣшенъ еще въ его общей формѣ, но даже, повидимому, не найдено правильнаго пути къ его разрѣшенію. Однако въ нѣкоторыхъ частныхъ случаяхъ мы уже получили довольно цѣнныя данныя; между прочимъ по отношенію къ коловраткамъ (особенно *Hydatina senta*) и дафніямъ сдѣлано много интереснаго.

Группа изслѣдователей, выступившая противъ идей Вейсмана, впала до извѣстной степени въ другую крайность. На циклы начали смотрѣть, какъ на нѣчто совершенно неустойчивое, чрезвычайно поддающееся внѣшнимъ вліяніямъ. Предполагалось, напримѣръ, что стоитъ только условіямъ существованія рѣзко измѣниться въ дурную сторону (пересыханіе водоема, недостатокъ пищи), какъ партеногенетическое размноженіе сейчасъ же смѣнится половымъ, будутъ отложены зимнія яйца и данный видъ переживетъ неблагопріятный періодъ въ покоящемся состояніи. Это оказалось преувеличеніемъ,—и при опытахъ, и въ природной обстановкѣ мы постоянно встрѣчаемся со случаями, когда видъ при внезапной перемѣнѣ условій вымираетъ, но упорно не оставляетъ партеногенетическаго размноженія.

Изъ факторовъ, вліяющихъ на измѣненіе цикловъ, было обращено особое вниманіе на два—температуру и питаніе. Несомнѣнно, въ естественныхъ условіяхъ и тотъ, и другой чрезвычайно важны въ этомъ смыслѣ. Большинство партеногенетически размножающихся организмовъ даютъ половой періодъ именно тогда, когда температура опускается до опредѣленнаго минимума и когда обнаруживается недостатокъ пищи. Къ сожалѣнію, экспериментальное изученіе разными изслѣдователями вліянія этихъ факторовъ дало очень противорѣчивые результаты, которые до сихъ поръ не удалось еще примирить между собой. Въ то время, какъ одни приходили къ выводамъ въ духѣ Вейсмана, другіе доказывали чрезвычайную пластичность цикломорфоза. Такіе результаты получались потому, что изслѣдуемый матеріалъ былъ весьма неоднороденъ.

Изучались особи, взятые изъ водоемовъ разнаго типа, въ разные моменты цикла и т. п. Мы уже видѣли, что одинъ видъ можетъ заключать въ своихъ предѣлахъ цѣлый рядъ «расъ», въ біологическомъ отношеніи очень рѣзко различныхъ между собой. При первоначальныхъ изслѣдованіяхъ это обстоятельство учтено не было.

Тѣ изслѣдователи, которые признавали возможность вліять на цикломорфозъ путемъ измѣненія внѣшнихъ условій, часто совершенно различно оцѣнивали оба указанные выше фактора, т.-е. температуру и питаніе. Часть ихъ придавала температурѣ самостоятельное значеніе. По ихъ мнѣнію пониженіе послѣдней уже само по себѣ можетъ вызвать появленіе самцовъ и наступленіе полового періода. Другіе, наоборотъ, весь центръ тяжести переносили на питаніе. Разъ организмъ питается хорошо, говорили они, то онъ размножается партеногенетически; недостатокъ питанія, вліяя на половые элементы, вызываетъ образованіе самцовъ и яицъ, пригодныхъ для оплодотворенія. Правда, во многихъ случаяхъ удавалось получать половые періоды непосредственно подъ вліяніемъ измѣненій температуры, но и эти опыты сторонники исключительнаго значенія питанія сумѣли объяснить по своему. Согласно ихъ толкованію при низкой температурѣ процессы усвоенія въ организмѣ идутъ гораздо медленнѣе, слѣдовательно, половыя клѣтки питаются значительно хуже. Такимъ образомъ и въ этомъ случаѣ главная роль остается за питаніемъ, а температура имѣетъ только второстепенное значеніе, такъ какъ ея дѣйствіе не непосредственное. На такую точку зрѣнія сталъ и извѣст-

ный изслѣдователь Вольтерекъ, цѣлому ряду работъ котораго, появившихся за самое послѣднее время, мы обязаны нѣкоторымъ выясненіемъ этого крайне запутаннаго вопроса.

Въ результатѣ его изслѣдованій оказалось, какъ это почти всегда бываетъ, что оба крайнія теченія были не правы,—истина лежала посрединѣ. Ошибались сторонники Вейсмана, которыя принимали полную неизмѣняемость цикловъ, ошибались и тѣ, кто допускалъ почти неограниченную ихъ пластичность.

Выяснилось, что въ теченіе цикломорфоза бываютъ опредѣленные періоды, когда видъ податливъ на внѣшнія воздѣйствія; однако эта податливость имѣетъ свои предѣлы. Какъ бы ни были хороши условія существованія, но послѣ извѣстнаго максимума партеногенетическихъ поколѣній стремленіе къ образованію самцовъ возникаетъ съ непреодолимой силой. Наоборотъ, въ первое время существованія колоніи дафній, выведенной изъ зимнихъ яицъ, почти невозможно заставить ихъ дать половой періодъ.

Кейльгакъ формулируетъ положеніе дѣла для *Cladocera* въ слѣдующихъ трехъ положеніяхъ:

1) «Для каждой отдѣльной расы максимумъ числа половыхъ поколѣній нормированъ наслѣдственно; никогда не бывающія равномѣрными внѣшнія (естественныя) условія даютъ толчекъ при послѣдней партеногенетической генерациі къ возникновенію полового періода».

2) «Въ культурахъ съ совершенно благопріятными равномѣрными условіями температуры и питанія при послѣдней партеногенетической генерациі возникаютъ патологическія явленія».

3) «Еще до конца возможных партеногенетическихъ генерацій мы можемъ, при помощи неблагоприятныхъ условій, вызвать половой періодъ».

Такимъ образомъ цикломорфозъ, не будучи совершенно неизмѣннымъ, несетъ однако опредѣленныя наслѣдственные черты. Конечно, послѣднія могутъ постепенно затушевываться подъ вліяніемъ постоянного измѣненія внѣшнихъ условій и естественнаго отбора, но часто ихъ можно уловить еще въ теченіе очень долгаго времени, какъ мы увидимъ при разсмотрѣніи цикловъ «ледниковыхъ реликтовъ».

Совершенно естественно также, что у представителей одного и того же вида, живущихъ въ водоемахъ различнаго типа и, слѣдовательно, въ разныхъ условіяхъ, должны были медленно и постепенно выработаться и своеобразные циклы. Съ этимъ явленіемъ мы, дѣйствительно, встрѣчаемся на каждомъ шагу. Такъ, напримѣръ, при сравненіи озерной формы какого либо вида, съ представителями послѣдняго, живущими въ мелкихъ водоемахъ, мы замѣчаемъ, что половые періоды могутъ наступать у нихъ въ совершенно различное время; у многихъ *Cladocera* въ небольшихъ водоемахъ это случается раньше, чѣмъ въ водоемахъ болѣе крупныхъ. Иногда даже видъ, который въ озерѣ моноцикличенъ, въ какомъ-нибудь маленькомъ прудикѣ оказывается дицикличнымъ, такъ какъ успѣваетъ за годъ завершить два полныхъ половыхъ цикла. Такую картину въ средней Европѣ даетъ *Simoscephalus vetulus*; другому рачку *Diaphanosoma brachiura* не каждый годъ удается закончить въ небольшихъ водоемахъ второй циклъ. Впрочемъ, эти различія могутъ быть объяснены даже безъ из-

мѣненія самого цикла, т.-е. безъ сокращенія упомяну-
таго максимума партеногенетическихъ генерацій; при-
чину можно искать во вліяніи температуры на ско-
рость размноженія. Этимъ и пользовался Вейсманъ
для объясненія рассматриваемаго факта въ желатель-
номъ для него духѣ. Онъ указывалъ, что покоящіяся
яйца *Diaphanosoma* опускаются на дно водоема.
Весною мелкіе, быстро прогрѣвающиеся пруды ско-
рѣе достигнутъ необходимой для вылупленія этого
рачка температуры (10—12° С.), чѣмъ глубокія мѣста
озеръ. Слѣдовательно, въ прудахъ циклъ начнется ра-
нѣе и кромѣ того будетъ итти быстрѣе, такъ какъ при
болѣе высокой температурѣ водоема поколѣнія будутъ
чаще слѣдовать другъ за другомъ¹⁾. Скоро максималь-
ное число поколѣній окажется использованнымъ,
начнется половое размноженіе и останется еще доста-
точно времени для второго цикла въ этомъ же веге-
таціонномъ періодѣ. Озерная же колонія *Diaphano-*
soma за весь сезонъ успѣетъ завершить только одинъ
циклъ.

Однако кромѣ случаевъ, подобныхъ разобранному
Вейсманомъ, можно встрѣтить сколько угодно и иныхъ,
гдѣ мы уже имѣемъ дѣло съ несомнѣннымъ сокраще-
ніемъ или увеличеніемъ въ циклѣ числа партено-
генетическихъ поколѣній, выработаннымъ подъ влія-
ніемъ постепеннаго измѣненія внѣшнихъ условій.
Особенно хорошо это бросается въ глаза при изученіи
цикловъ нѣкоторыхъ видовъ *Cladocera*, широко распро-

¹⁾ Шарфенбергъ недавно установилъ, что самки *Daphnia*
magna при температурѣ 2—4 С° за два мѣсяца дали всего два
поколѣнія; за это же время въ водѣ комнатной температуры онѣ
образовали 8—10 поколѣній.

страненныхъ въ Европѣ и живущихъ подъ очень различными широтами и на различныхъ высотахъ отъ уровня моря. У формъ, обитающихъ въ районахъ съ очень короткимъ періодомъ вегетациі, т.-е. на крайнемъ сѣверѣ и въ высокогорныхъ водоемахъ, партеногенетическая часть цикла можетъ быть сведена до минимума; возможно, что существуютъ такіе случаи, въ которыхъ и вовсе нѣтъ партеногенетическихъ поколѣній (вошедшее въ литературу указаніе на существованіе такихъ отношеній въ озерахъ Памира оказывается недостаточно провѣреннымъ). При переходѣ въ болѣе южныя широты, или при уменьшеніи высоты надъ уровнемъ моря, увеличивается срокъ, благоприятный для развитія, и, слѣдовательно, партеногенетическій періодъ можетъ быть расширенъ. У нѣкоторыхъ формъ мы и встрѣчаемъ такое расширение. Въ теченіе всего лѣта рачекъ размножается партеногенетически и только осенью переходитъ къ половому размноженію. Если мы вспомнимъ, что въ ледниковую эпоху лѣтній періодъ былъ весьма коротокъ, то станетъ ясно, что у формъ, приспособившихся съ тѣхъ отдаленныхъ временъ къ жизни въ болѣе теплыхъ водоемахъ, вышеуказанныя отношенія произошли путемъ медленнаго измѣненія (т.-е. удлиненія) цикла и приноровленія его къ новымъ условіямъ.

Въ другихъ случаяхъ мы сталкиваемся съ такими формами цикловъ, которыя могутъ быть объяснены только при допущеніи наследственной передачи особенностей цикломорфоза очень отдаленныхъ эпохъ. Многія изъ *Cladocera*, моноциклическихъ на сѣверѣ и въ горахъ, въ водоемахъ съ болѣе продолжитель-

нымъ лѣтомъ оказываются дицикличными и даже полицикличными, то есть даютъ за лѣто два или нѣсколько половых періодовъ. Значеніе тѣхъ половых періодовъ, которые приходятся среди лѣта, совершенно непонятно, если не принять во вниманіе исторіи вида. При удлиненіи вегетаціоннаго времени многія формы оказались не въ состояніи слишкомъ сильно увеличивать число партеногенетическихъ поколѣній и были вынуждены давать практически ненужный (но обусловленный наслѣдственностью) лѣтній половой періодъ. Такъ какъ послѣ него остается еще много благопріятнаго времени, то начинается слѣдующая серія партеногенетическихъ генерацій ¹⁾).

Такимъ ясно выраженнымъ и, повидимому, особенно консервативнымъ дицикличнымъ видомъ является *Polyphemus pediculus*. Въ горахъ сѣверной Швеціи онъ имѣетъ всего одно партеногенетическое поколѣніе между двумя половыми (въ этой области онъ моноцикличенъ). Возможно, что въ средней Европѣ онъ нисколько не измѣнилъ первой партеногенетической части цикла. Предполагаютъ, что весной по выходѣ изъ зимнихъ яицъ этотъ видъ даетъ только одну партеногенетическую генерацію. Послѣ этого вновь начинается откладка зимнихъ яицъ в с ѣ м и самками колоніи ²⁾ и послѣдняя переходитъ въ покоящееся состояніе. По прошествіи нѣкотораго времени тѣмъ же лѣтомъ изъ зимнихъ яицъ выходитъ

¹⁾ Возникновеніе дицикліи иногда толкуютъ, какъ результатъ растяженія полового цикла, который въ концѣ концовъ распадается на два.

²⁾ Для лѣтняго полового періода это имѣетъ мѣсто далеко не у всѣхъ *Cladocera*.

новое партеногенетическое поколѣніе. Судя по тому, что второй партеногенетическій періодъ длиннѣе, возможно, что въ теченіе его смѣняется не одно, а нѣсколько поколѣній.

Однако не всѣ формы, ди- и полициклическія въ районахъ, обладающихъ болѣе или менѣе длиннымъ лѣтомъ, въ такой чистотѣ сохраняютъ лѣтній половой періодъ, свидѣтельствующій о прежней жизни въ иныхъ условіяхъ. У большинства мы замѣчаемъ дальнѣйшее видоизмѣненіе цикловъ, ведущее къ постепенному упраздненію ставшихъ практически ненужными лѣтнихъ половыхъ періодовъ. Это выражается въ томъ, что колонія ¹⁾ не вымираетъ послѣ откладки покоящихся яицъ, что въ откладкѣ послѣднихъ участвуютъ не всѣ самки данной колоніи и т. п. При дальнѣйшемъ развитіи этого явленія лѣтній половой періодъ приходитъ въ такое состояніе, что мы смѣло можемъ назвать его «редуцированнымъ», а формы съ такимъ цикломъ «практически моноциклическими». У такихъ формъ въ лѣтній половой періодъ самцы появляются рѣдко или въ очень маломъ количествѣ, изъ числа самокъ образуютъ сѣдлышки только очень немногія. За недостаткомъ самцовъ и онѣ остаются неоплодотворенными, подготовленные зимнія яйца распадаются и самки возвращаются къ партеногенетическому размноженію. Такая картина (представляемая нѣкоторыми членами семейства Chydoridae—*Euricercus lamellatus*, *Alona costata*) становится понятна только при условіи, если мы примемъ во вниманіе исторію этихъ видовъ.

¹⁾ Подъ терминомъ «колонія» мы понимаемъ всю сумму особей опредѣленнаго вида, живущихъ въ данномъ водоемѣ.

Въ концѣ концовъ лѣтніе половые періоды могутъ совершенно исчезнуть, и видъ вновь становится моноцикличнымъ. Такую моноциклію мы называемъ «вторичной», въ отличіе отъ первичной моноцикліи тѣхъ же формъ на крайнемъ сѣверѣ и въ высокогорныхъ водоемахъ.

При дальнѣйшемъ развитіи тѣхъ же явленій мы наблюдаемъ у нѣкоторыхъ формъ тенденцію (хотя и не рѣзко выраженную) къ постепенному уменьшенію значенія также и осенняго полового періода. Съ передвиженіемъ на югъ мы замѣчаемъ, что извѣстные виды не выпадаютъ вполнѣ на зимній періодъ, какъ это бываетъ при менѣе благопріятныхъ условіяхъ. Правда, значительный процентъ самокъ откладываетъ зимнія яйца и послѣ этого отмираетъ, но часть особей колоніи или вовсе не образуютъ ихъ, или же, сбросивъ «сѣдлышки», продолжаетъ партеногенетическое размноженіе. Если эта тенденція разовьется сильно, то мы будемъ имѣть переходъ къ полному выпаденію размноженія съ оплодотвореніемъ, т.-е. къ такъ называемой «ацикліи». Вполнѣ ациклическихъ видовъ, повидимому, не существуетъ, но иногда попадаются ациклическія колоніи. Вольтереку удалось найти подобную колонію дафній.

Всѣ эти постепенныя измѣненія цикличности, зависящія отъ длины вегетаціоннаго періода, молодой русскій изслѣдователь Верещагинъ изображаетъ въ видѣ схемы¹⁾, которую я привожу здѣсь съ нѣкоторыми измѣненіями (рис. 94).

¹⁾ Схема составлена съ точки зрѣнія растяженія и послѣдовательнаго расщепленія полового періода.

Переходъ по схемѣ сверху внизъ соотвѣтствуетъ переходу изъ областей съ короткимъ вегетаціоннымъ періодомъ въ районы, въ которыхъ послѣдній становится все болѣе длиннымъ. При этомъ мы послѣдо-

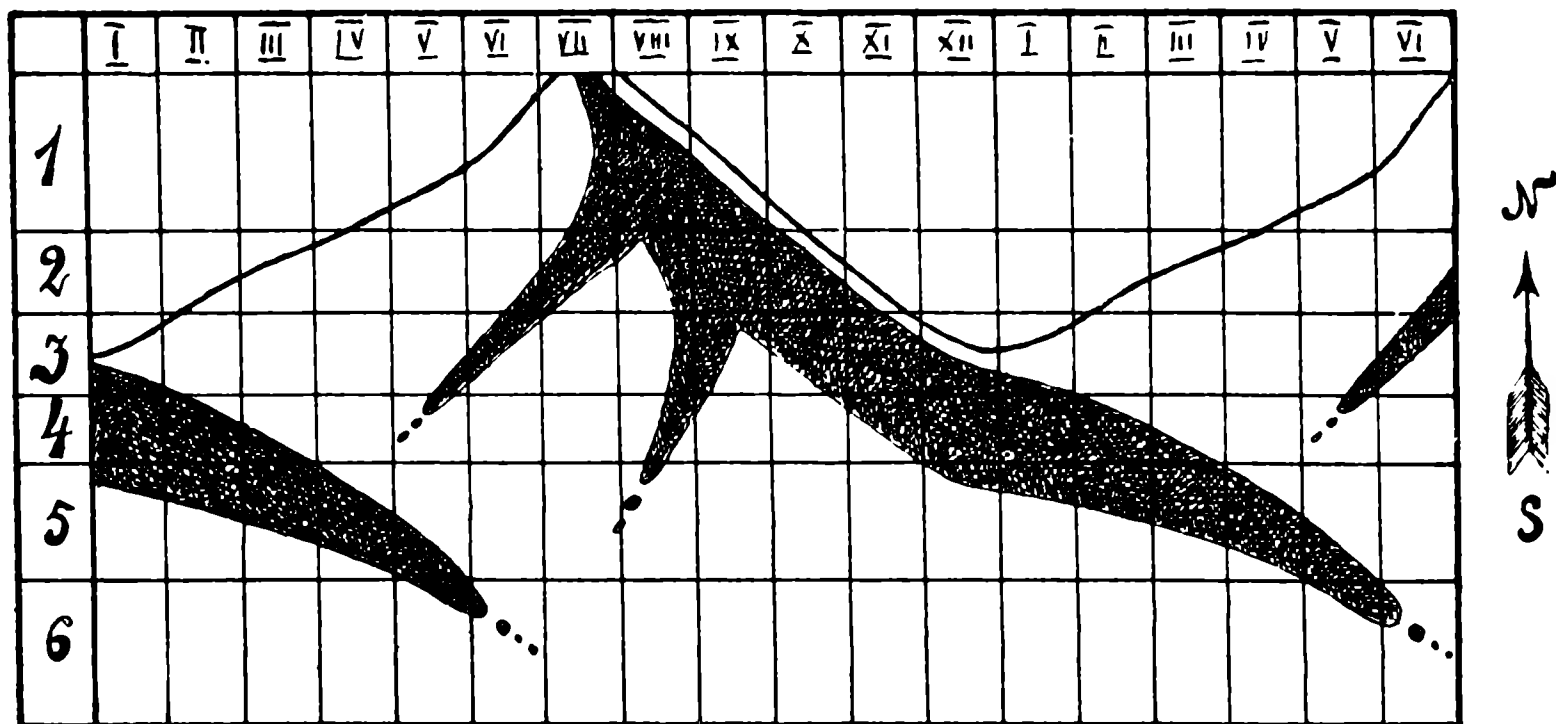


Рис. 94. Схема для выясненія различнаго характера цикличности *Cladocera* подъ разными широтами и на различныхъ высотахъ отъ уровня моря. (По Верещагину, нѣсколько видоизмѣнено).

Объясненія къ схемѣ: Время, въ теченіе котораго совершается половой періодъ, обозначено заштрихованнымъ пространствомъ; періоды партеногенетическаго размноженія обозначены бѣлыми полями, лежащими ниже непрерывной линіи. Пространства выше этой линіи соотвѣтствуютъ времени пребыванія колоніи въ покоящемся состояніи. I—XII—мѣсяцы года.

вательно встрѣчаемся со слѣдующими типами цикломорфоза:

- 1) Первичная моноциклія.
- 2) Первичная дициклія.
- 3) Полициклія.
- 4) Вторичная дициклія.
- 5) Вторичная моноциклія.
- 6) Ациклія.

Такимъ образомъ мы видимъ, что, хотя наслѣдственность и имѣетъ большое значеніе для цикломорфоза, но въ то же время послѣдній подлежитъ медленнымъ, постепеннымъ измѣненіямъ въ связи съ приспособленіемъ къ измѣненію окружающихъ условій.

2. СЕЗОННЫЯ ВАРІАЦІИ.

Планктонные организмы нашихъ широтъ чрезвычайно склонны къ образованію сезонныхъ варіацій. Чѣмъ дальше идетъ изученіе послѣднихъ, тѣмъ болѣе и болѣе общимъ оказывается это свойство. Варіируютъ коловратки и ракообразныя; давно уже изучаются варіаціи жгутиконоснаго *Ceratium*, наблюдаются онѣ и у діатомей.

Конечно эти варіаціи, будучи сезонными, стоятъ въ очень тѣсной (посредственной или непосредственной—это другой вопросъ) связи съ измѣненіями температуры. Во многихъ случаяхъ цѣлесообразность ихъ прямо бросается въ глаза, такъ какъ онѣ вполне гармонируютъ съ разсмотрѣнными въ началѣ этой книги основными законами «паренія» планктонныхъ организмовъ.

Примѣры подобныхъ варіацій были уже приведены въ главѣ объ условіяхъ плаванія для рачка *Hyalodaphnia* и коловратки *Brachionus pala*. Сущность ихъ заключается въ томъ, что къ періоду, когда вода достигаетъ наиболѣе высокой температуры и, слѣдовательно, условія «паренія» становятся наименѣе благоприятными, организмъ усиливаетъ, или развиваетъ вновь, тѣ или иные приспособленія для борьбы съ погруженіемъ. Мы можемъ встрѣтить здѣсь, согласно сводкѣ Везенбергъ-Лунда, слѣдующіе типы варіацій.

А. Увеличеніе поверхности (относительной) организма.

Оно достигается прежде всего при посредствѣ уменьшенія тѣла, такъ какъ поверхность при этомъ выигрываетъ по сравненію съ объемомъ. Такую картину

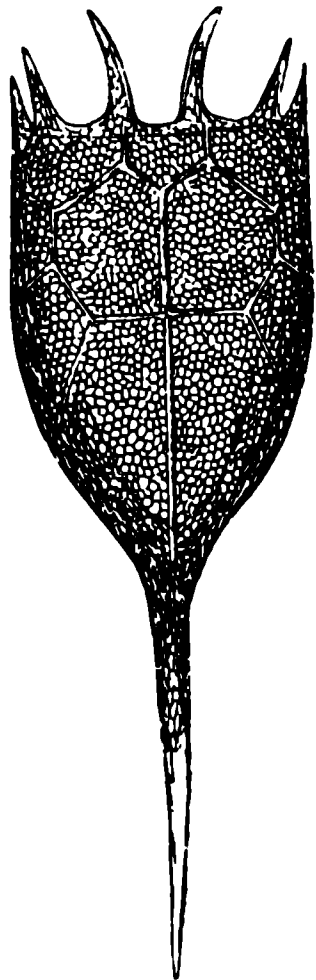


Рис. 95. *Anuraea cochlearis* f. *macracantha*.
(По Лаутерборну).

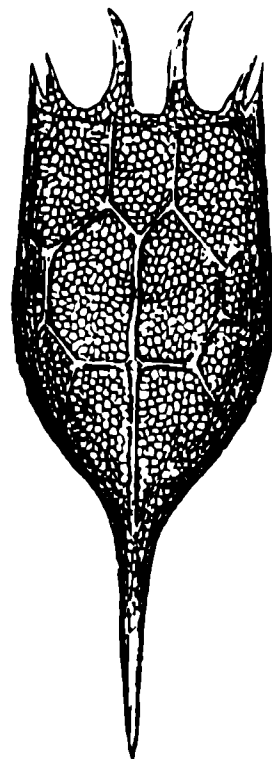


Рис. 96. *Anuraea cochlearis* forma *typica*.
(По Лаутерборну).

мы имѣемъ у *Anuraea cochlearis*, которая въ зимнее время бываетъ представлена крупной *for. macracantha*, къ лѣту постепенно замѣняющейся типичной формой. На приведенныхъ рисункахъ (рис. 95—96), заимствованныхъ у Лаутерборна, эти формы изображены съ соблюденіемъ ихъ относительныхъ размѣровъ. Лаутерборнъ формулируетъ даже свои наблюденія въ такомъ выраженіи: «размѣры панцыря Ани-

raea cochlearis (въ старицѣ Рейна у Нейгофена) обратно пропорціональны высотѣ температуры».

Увеличеніе поверхности (на этотъ разъ абсолютное) можетъ быть получено и иначе. При дальнѣйшемъ измѣненіи той же *An. cochlearis* въ лѣтнее время, между прочимъ, получается *f. hispida*. Весь ея панцырь болѣе или менѣе густо усѣянъ мелкими шипами (рис. 97), благодаря чему общая поверхность тѣла становится, конечно, значительно больше.

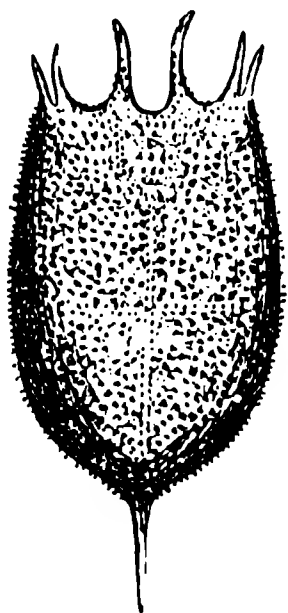


Рис. 97. *Anuraea cochlearis f. hispida*. (По Лаутерборну).

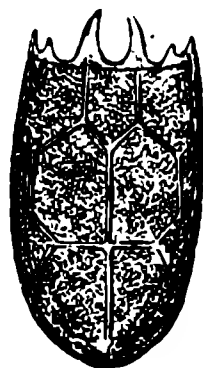


Рис. 98. *Anuraea cochlearis for. testa*. (По Лаутерборну).

Тѣ же результаты достигаются при посредствѣ образованія новыхъ (или увеличенія имѣвшихся ранѣ) придатковъ и отростковъ (смотри выше—*Brachionus pala-amphiceros*).

В. Увеличеніе сѣченія организма въ плоскости, перпендикулярной къ вертикали.

Къ этому клонится образованіе у діатомей плоскихъ колоній, имѣющихъ цѣпную или звѣздчатую форму. Послѣдняя представляется болѣе совершеннымъ приспособленіемъ; поэтому, на примѣръ, у *Tabel-*

laria fenestrata зимою преобладаютъ цѣпныя колоніи, а лѣтомъ звѣздчатые.

С. Уменьшеніе удѣльнаго вѣса тѣла.

Достигается развитіемъ газовыхъ вакуолей, жировыхъ капель и т. п.

Если варіаціи стоятъ въ связи съ температурой, то очевидно, что подобно половымъ цикламъ ходъ ихъ долженъ значительно измѣняться въ зависимости отъ свойствъ водоема, отъ широты мѣстности и отъ высоты водоема надъ уровнемъ моря.

Такую зависимость мы дѣйствительно наблюдаемъ въ природѣ. Наиболѣе богаты сезонными варіаціями колоніи, обитающія въ равнинахъ умѣреннаго пояса. При переходѣ съ юга на сѣверъ лѣтнія варіаціи постепенно выпадаютъ изъ цикловъ планктонныхъ организмовъ. Кромѣ *f. hispida* мы знаемъ для *An. cochlearis* еще одну лѣтнюю разновидность—*f. testa* (рис. 98). Въ предѣлахъ Россіи она распространена очень широко, но далеко на сѣверъ не заходитъ. При лѣтнихъ изслѣдованіяхъ прѣсноводныхъ водоемовъ по побережьямъ Ледовитаго океана постоянно находили типичную *An. cochlearis*, но ни разу не встрѣтили *f. testa*. То же самое справедливо для сезонныхъ варіацій дафній. Даже мѣстныхъ типовъ на сѣверѣ оказывается меньше. Констатировано, что въ водоемахъ среднеевропейской равнины очень многіе виды (особенно *Cladocera*) имѣютъ въ каждомъ водоемѣ свой особенный, опредѣленный типъ. На сѣверѣ этого не наблюдается. Повидимому, первичный способъ размноженія для *Cladocera* половой, и болѣе

близкими къ исходнымъ формамъ являются тѣ особи, которыя выходятъ изъ зимнихъ яицъ. На сѣверѣ при постоянномъ повтореніи половыхъ цикловъ, соединенномъ съ чрезвычайно сокращеннымъ партеногенетическимъ размноженіемъ, представители колоніи того или иного вида *Cladocera* постоянно смѣшиваются между собой. На югѣ, наоборотъ, при усиленномъ партеногенетическомъ размноженіи создается извѣстная изоляція партеногенетическихъ рядовъ, и такимъ образомъ получается удобная почва для образованія мѣстныхъ разновидностей.

Ходъ сезонныхъ варіацій зависитъ не только отъ различія широтъ или высоты надъ уровнемъ моря. Часто въ двухъ рядомъ лежащихъ водоемахъ, въ связи съ ихъ общимъ характеромъ, получаются совершенно несходныя картины¹⁾. (То же самое мы отмѣтили выше для половыхъ цикловъ). Такъ, напримѣръ, въ Глубокомъ озерѣ Московской губерніи *An. cochlearis* f. *testa* представляетъ большую рѣдкость (до сихъ поръ была найдена только въ береговой зонѣ); въ то же время въ сосѣднихъ прудахъ, являющихся, конечно, болѣе теплыми водоемами, эта разновидность въ лѣтнее время встрѣчается въ массахъ.

До сихъ поръ мы видѣли, что сезонныя варіаціи стоятъ въ связи съ температурой воды и что лѣтнія формы представляютъ собою приспособленіе къ ухудшающимся условіямъ «паренія». Не надо однако думать, что необходимость въ такого рода приспособ-

¹⁾ Поэтому, когда мы хотимъ учесть вліяніе на варіаціи географической широты водоема или его высоты надъ уровнемъ моря, мы должны сравнивать между собою варіаціи колоній даннаго вида, живущихъ въ разныхъ областяхъ, но въ водоемахъ одинаковаго характера.

собленіи представляетъ единственную причину, вызывающую сезонныя варіаціи. Среди послѣднихъ мы находимъ и такія, которыя не соотвѣтствуютъ закону Везенбергъ-Лунда и Оствальда и выражаются въ колебаніи признаковъ, никакого отношенія къ процессу «паренія» не имѣющихъ. Поэтому мы должны признать, что еще цѣлый рядъ факторовъ (которые намъ далеко не всѣ извѣстны) можетъ вліять на возникновеніе сезонныхъ варіацій.

Не доказана даже непосредственная связь между температурой и появленіемъ этихъ варіацій. Для выясненія ея былъ произведенъ рядъ экспериментовъ, главнымъ образомъ, надъ *Cladocera*. Матеріаломъ для опытовъ Оствальда послужила *Hyalodaphnia*; онъ подвергалъ эту форму воздѣйствію какъ высокихъ, такъ и низкихъ температуръ, и наблюдалъ, какое вліяніе на потомство оказываютъ эти измѣненія температуры. Результаты получились очень поучительные. Когда онъ бралъ особъ съ низкимъ шлемомъ (т.-е. типичную для болѣе холодной воды) и держалъ ее при температурѣ около 20° С., ея потомство получало высокій шлемъ; обратно, форма съ высокимъ шлемомъ, содержаемая при $0-5^{\circ}$ С., дала потомство съ шлемомъ значительно болѣе низкимъ (рис. 99).

Съ толкованіемъ описанныхъ фактовъ повторилась та же исторія, какъ и съ вопросомъ о вліяніи температуры на половые циклы. Вольтерекъ въ рядѣ работъ доказываетъ, что и въ данномъ случаѣ непосредственное вліяніе принадлежитъ питанію, температура же играетъ лишь вторичную роль, отражаясь на количествѣ питательныхъ веществъ и на быстротѣ процессовъ усвоенія. Усиливая искусственнымъ обра-

зомъ питаніе *Daphnia longispina*, онъ получалъ и на холоду формы съ болѣе высокой головой; наоборотъ, въ условіяхъ плохого питанія даже при повышенной температурѣ высота головы осталась незначительной. При посредствѣ усиленнаго питанія удастся видоизмѣнить даже форму болѣе или менѣе установившуюся. Вольтерекъ взялъ *Daphnia longispina* изъ

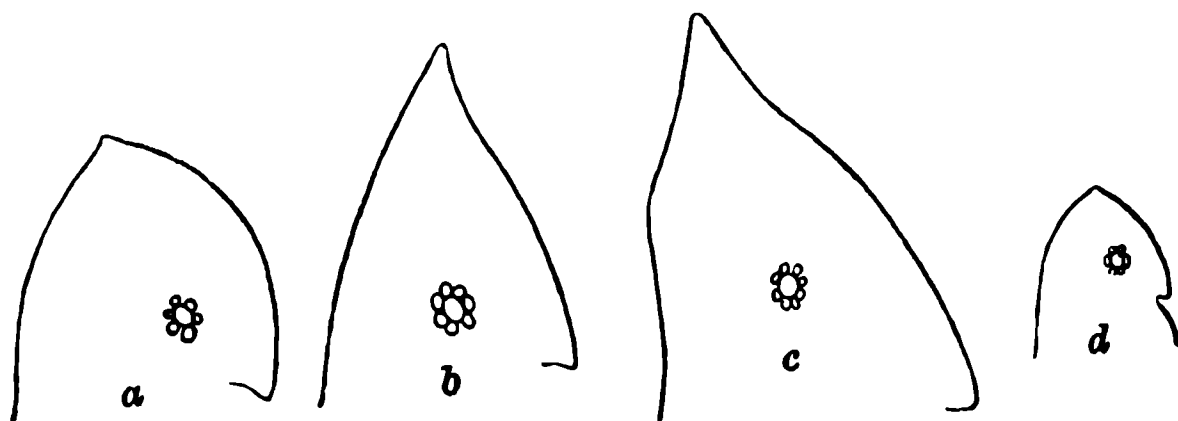


Рис. 99. Форма шлема *Hyalodaphnia*, выведенныхъ при разныхъ температурахъ, а именно: 1) b—выведена при 20° С. отъ а. 2) d—при 0—5° С. отъ с. (По Оствальду, изъ Штейера).

водоема, гдѣ она—по его мнѣнію, подъ вліяніемъ постояннаго плохого питанія—изъ поколѣнія въ поколѣніе имѣла низкую голову. Доставляя ей избыточный кормъ, этотъ авторъ получилъ въ слѣдующихъ генераціяхъ особи высокоголовыя.

Во всякомъ случаѣ вопросъ о взаимоотношеніи вліяній температуры и питанія при образованіи сезонныхъ разновидностей нельзя еще считать окончательно рѣшеннымъ.

Уже изъ изложеннаго выше мы видимъ, что кромѣ разновидностей сезонныхъ существуютъ еще варіаціи иного характера, какъ, на примѣръ, свойственныя водоемамъ съ опредѣленными условіями питанія. Вообще организмы планктона чрезвычайно склонны къ образованію разновидностей; благодаря

этому и возникла та путаница въ классификаціи, изъ-за которой нѣкоторые виды являются прямо «ужасомъ систематиковъ». Теперь, когда болѣе или менѣе удалось разобраться въ этихъ запутанныхъ отношеніяхъ, часто 10—15 видовъ соединяются въ одинъ, разновидностями котораго они оказываются.

Нѣкоторыя варіаціи, подобно сезоннымъ, представляются связанными между собою и съ основной формой цѣлымъ рядомъ переходовъ. Другія, наоборотъ, стоятъ довольно обособленно. Послѣднія особенно часто свойственны водоемамъ какого-нибудь опредѣленнаго типа. Такъ, напримѣръ, въ видѣ *Anuraea aculeata* (рис. 61, стр. 69) мы находимъ цѣлый рядъ разновидностей, нечувствительно переходящихъ одна въ другую. Но въ водоемахъ сильно заболоченныхъ, вода которыхъ богата гуминовыми веществами, обитаетъ *An. aculeata* var. *serrulata*, очень рѣзко отличающаяся отъ основного типа.

Особый типъ варіацій представляютъ разновидности мѣстныя, связанные съ какимъ-либо опредѣленнымъ райономъ. Примѣры такого рода мы можемъ найти среди *Cladocera* альпійскихъ водоемовъ; будучи послѣ отступленія въ горы изолированы отъ своихъ сородичей, нѣкоторыя изъ нихъ, подъ вліяніемъ спеціальныхъ условій жизни въ горахъ, успѣли дать своеобразныя мѣстныя формы.

Наконецъ, возможны еще «абберраціи», т.-е. болѣе рѣзкія проявленія индивидуальной измѣнчивости.

Х.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ И ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАС- ПРЕДѢЛЕНІЕ ПЛАНКТОНА.

А. В е р т и к а л ь н о е р а с п р е д ѣ л е н і е.

Изучать вертикальное распределение прѣсноводнаго планктона, конечно, удобнѣе всего въ озерахъ достаточной глубины. Оказывается, что оно, за исключеніемъ немногихъ случаевъ, является далеко не равномернымъ; при этомъ представляется возможнымъ выяснитъ не только общій характеръ этой неравномѣрности, но и причины, въ результатъ которыхъ она возникаетъ. Уже при разсмотрѣніи физико-химическихъ свойствъ водоемовъ мы указывали, что одной изъ такихъ причинъ можетъ быть поглощеніе свѣтовыхъ лучей съ глубиною. Это вліяніе непосредственно сказывается на водоросляхъ, для громаднаго большинства которыхъ свѣтъ представляетъ самое главное условіе существованія. Но тотъ же факторъ отражается и на животномъ мірѣ. Послѣдній до извѣстной степени связанъ въ своемъ распространеніи съ міромъ растительнымъ, какъ основнымъ источникомъ своего питанія. Кромѣ того, существуетъ и непосредственная связь; въ этой же главѣ мы познакомимся съ такъ называемыми вертикальными миграціями зоопланк-

тона и увидимъ, что онъ въ значительной степени опредѣляются свѣтовыми воздѣйствіями.

Можно привести нѣсколько примѣровъ, иллюстрирующихъ эту зависимость. Въ Глубокомъ озерѣ Московской губерніи, имѣющемъ прозрачность очень незначительную — всего нѣсколько метровъ, иногда даже менѣе метра, — главныя массы растительнаго планктона сосредоточены въ самыхъ верхнихъ слояхъ. Для 23.VI.11 получились слѣдующія отношенія между количествами растительныхъ организмовъ, приходящимися на одинъ метръ вертикальнаго лова: ¹⁾

0—I mt.—451	8—9 mt.—7,6
1—2 mt.—131	10—11 mt.—2
3—4 mt.—26,3	15—16 mt.—1
6—7 mt.—25,4	20—21 mt.—1,7

Въ глубокихъ и прозрачныхъ альпійскихъ озерахъ картина получается совершенно иная; тамъ фитопланктонъ не сосредоточенъ подъ самой поверхностью, наоборотъ, наибольшаго развитія онъ достигаетъ особенно въ лицѣ діатомей, на нѣкоторой глубинѣ. То же наблюдается въ прозрачныхъ озерахъ центральной Африки, гдѣ богатый растительный планктонъ держится до глубины 90—100 метровъ.

Однако уже послѣдняя цифра показываетъ, что предѣлы, которые ставитъ для распространенія водорослей уменьшеніе силы свѣта съ глубиной, довольно растяжимы. Какъ ни прозрачно озеро Ньясса, но

¹⁾ Приводимыя здѣсь, а также и ниже, данныя по вертикальному распредѣленію организмовъ въ Глубокомъ озерѣ взяты изъ еще не опубликованныхъ изслѣдованій автора.

на глубину 100 метровъ проникаетъ, конечно, очень немного свѣта. Уже выше мы разсмотрѣли вертикальное распределение діатомеи *Melosira islandica* въ Ладожскомъ озерѣ и убѣдились, что она въ этомъ отношеніи рѣзко отличается отъ остальныхъ водорослей, благодаря ея потребности въ низкой температурѣ. Очевидно, что на той глубинѣ, гдѣ держится *Melosira islandica* въ Ладогѣ, могли бы жить и другія діатомовыя Ладожскаго планктона; если же онѣ предпочитаютъ поверхностные слои, то ясно, что здѣсь играетъ роль не одна прозрачность.

Вторымъ, еще болѣе значительнымъ факторомъ является температура. Она особенно важна для животныхъ, но и на растительныхъ организмахъ ея вліяніе сказывается со всей силой. Мы только что говорили объ этомъ для *Melosira islandica*. Но сказанное вѣрно и для водорослей вообще. Люцеронъ, изучавшій одно изъ альпійскихъ озеръ (Цюрихское), пришелъ къ заключенію о первенствующей роли температуры въ этомъ отношеніи. Въ Россіи наиболѣе интересныя данныя по рассматриваемому вопросу принадлежатъ Болохонцеву для Ладожскаго озера. Въ послѣднемъ оказалось особенно удобнымъ изучать вліяніе температуры на вертикальное распределение организмовъ, такъ какъ озеро въ одинъ и тотъ же моментъ въ различныхъ своихъ участкахъ представляло совершенно различныя термическія отношенія. «Несходство можетъ быть столь велико», пишетъ этотъ авторъ, «что когда въ Шлиссельбургской губѣ и въ ближайшемъ къ ней районѣ озера температура уже столь высока (16—16,5 гр.), что знаменуетъ лѣто, въ глубокой своей части озеро еще не оправилось отъ зимняго

переохлажденія, имѣя на поверхности температуру ниже 4 градусовъ». Въ результатъ своихъ изслѣдованій авторъ приходитъ къ выводамъ въ пользу исключительнаго значенія температуры, а именно:

1) «Неравномѣрное распредѣленіе температуры въ различныхъ слояхъ вызываетъ неравномѣрное же распредѣленіе и планктонныхъ водорослей».

2) «Равномѣрное распредѣленіе температуры въ нѣкоторой толщѣ воды влечетъ за собой и равномѣрное распредѣленіе планктофитовъ въ томъ же слоѣ, исключеніе составляютъ самые верхніе водные слои, болѣе обитаемые при этихъ условіяхъ нѣкоторыми группами водорослей».

3) «Температурой же опредѣляются и слои, въ которыхъ отдѣльныя водоросли располагаются главной своей массой».

Если эти правила и нельзя считать математически точными,—можно найти случаи, когда при совершенно одинаковой температурѣ въ извѣстныхъ слояхъ воды наблюдаются небольшія различія въ содержаніи водорослей,—то во всякомъ случаѣ сущность явленія здѣсь схвачена вѣрно.

Въ общемъ надо отмѣтить, что прозрачность и температура обычно дѣйствуютъ въ одну сторону, такъ какъ въ періоды наибольшаго расцвѣта жизни планктона и та, и другая падаетъ съ глубиной.

Животные организмы, для которыхъ свѣтъ имѣетъ меньшее значеніе, чѣмъ температура, еще больше подчиняются вліянію послѣдней. Поэтому мы должны ожидать, что въ зависимости отъ ея распредѣленія стоитъ богатство планктономъ водоема въ его цѣломъ. Теплые слои будутъ особенно густо насе-

лены (такъ какъ число организмовъ, предпочитающихъ холодную воду, значительно меньше), а холодные окажутся обладающими сравнительно рѣдкимъ населеніемъ. Чѣмъ значительнѣе въ озерѣ толща теплой воды, тѣмъ богаче оно органической жизнью. Слѣдовательно, положеніе слоя скачка должно сильно отражаться на количественныхъ отношеніяхъ планктона.

Исходя изъ всего сказаннаго выше, мы должны притти къ заключенію, что въ тѣ періоды (весною и осенью), когда температура озера отъ поверхности до дна одинакова, и планктонъ долженъ приближаться къ болѣе или менѣе полному равномерному распределенію, когда же (особенно лѣтомъ) наступаетъ достаточно рѣзко выраженная вертикальная стратификація температуры, надо ожидать возникновенія такой же стратификаціи планктона. Дѣйствительность вполнѣ оправдываетъ эти соображенія.

Въ лѣтнее время главная масса планктона концентрируется въ верхнихъ теплыхъ слояхъ воды; съ глубиною количество его падаетъ, причемъ растенія и животныя убываютъ неравномѣрно,—послѣднія значительно медленнѣе. Поэтому лѣтомъ даже на первый взглядъ легко отличить пробу поверхностнаго планктона отъ глубинной. Первая обычно имѣетъ желтую или синеватую окраску (смотря по тому, какой растительный организмъ преобладаетъ), глубинный же планктонъ такой окраски лишенъ и состоитъ главнымъ образомъ изъ бѣлаго или меньшаго количества *Copepoda*. Сказанное хорошо иллюстрируется измѣненіемъ числа, показывающаго отношеніе количества водорослей къ количеству животныхъ

въ разныхъ слояхъ Глубокаго озера 15 іюня 1911 г.:

0—1 mt.—36/1	8—10 mt.—7/1
1—3 mt.—23/1	10—15 mt.—3,8/1
3—6 mt.—15/1	15—20 mt.—2,3/1.
6—8 mt.—11/1	

Эти колебанія могутъ быть и значительно рѣзче; такъ, на примѣръ, къ концу іюля 1911 г. водоросли развились настолько пышно, что въ поверхностныхъ слояхъ нашъ коэффиціентъ достигалъ до 300/1 и даже выше, а въ глубинахъ оставался приблизительно безъ измѣненія.

Однако не всегда мы можемъ констатировать такую правильность, какъ въ приведенномъ наблюденіи; иногда въ глубинныхъ слояхъ та или иная водоросль оказывается въ значительно большемъ количествѣ, чѣмъ на поверхности. Чаше всего такіе случаи объясняются отмираніемъ водорослей и опусканіемъ погибшихъ особей—этому явленію дали характерное названіе «дождь мертвецовъ». Погруженіе послѣднихъ совершается крайне медленно—недѣлями, и часто оболочки вида, уже исчезнувашаго изъ поверхностныхъ слоевъ, еще встрѣчаются въ глубинахъ въ замѣтномъ количествѣ. Какъ примѣръ, можно привести весеннее отмираніе *Melosira* въ Глубокомъ озерѣ. Она наиболѣе богато развивается въ первой половинѣ мая, а затѣмъ быстро выпадаетъ изъ состава планктона. Разсмотримъ ея вертикальное распредѣленіе за два дня въ маѣ 1912 г. (цифры обозначаютъ количество нитей, пойманное въ разныхъ зонахъ озера вертикальной самозахлопывающейся сѣтью Скорикова, при поднятіи ея на одинъ метръ):

	13 мая.	24 мая.
0— 1 mt.	255,537 нитей	3,200 нитей.
1— 2 »	26,435 »	1,110 »
3— 6 »	2,507 »	15,640 »
6— 8 »	744 »	3,135 »
8—10 »	— »	6,960 »
10—15 »	— »	784 »
15—20 »	30 »	112 »
20—25 »	456 »	— »

Какъ мы видимъ, погруженіе отмершей *Melosira* должно сильно отражаться на общей картинѣ вертикальнаго распредѣленія организмовъ.

Если отъ разсмотрѣнія планктона въ цѣломъ мы перейдемъ къ отдѣльнымъ его представителямъ, то увидимъ, что каждый изъ нихъ обладаетъ своеобразнымъ распредѣленіемъ въ связи съ температурой. Приведемъ классификацію, которую даетъ Гоферъ для зоопланктона (Боденскаго озера); въ общемъ она соотвѣтствуетъ отношеніямъ и въ другихъ озерахъ.

1 - я группа организмовъ. Лѣтомъ распространена во всѣхъ слояхъ. Какъ примѣръ, авторъ приводитъ *Diaptomus* и *Cyclops*. Рѣдко однако распредѣленіе бываетъ совершенно равномернымъ, чаще всего въ томъ или иномъ слоѣ эти формы представлены особенно многочисленными особями.

2 - я группа. Организмы держатся въ верхнихъ теплыхъ слояхъ озера, съ наступленіемъ зимнихъ холодовъ отмираютъ. Примѣромъ можетъ служить коловратка *Pompholux*, какъ

это показываетъ діаграмма ея распредѣленія въ Глубокомъ озерѣ лѣтомъ 1911 года (15. VI. 11) (рис. 100).

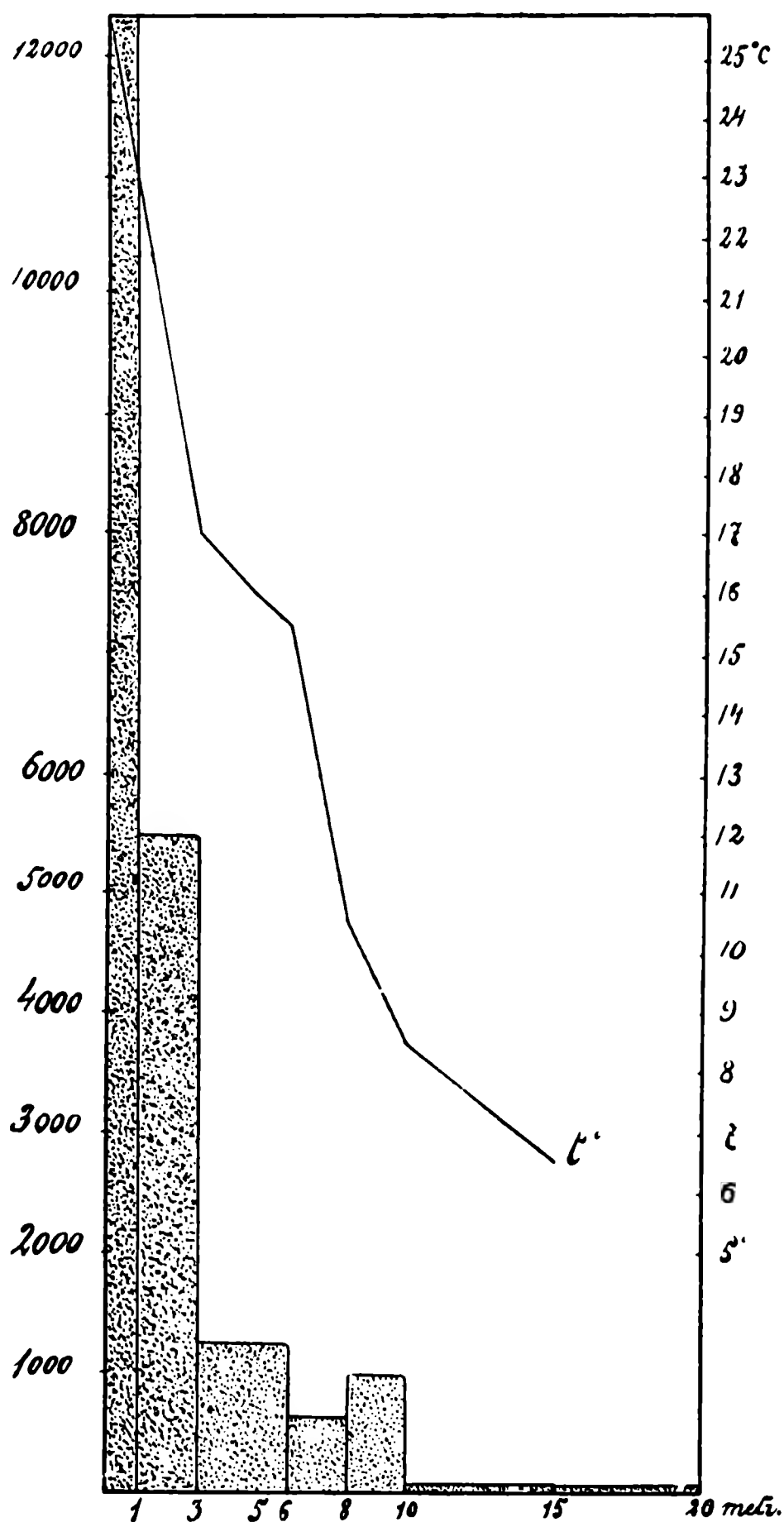


Рис. 100. Діаграмма, показывающая вертикальное распредѣленіе *Rotifera sulcata* въ Глубокомъ озерѣ 15. VI. 11. На горизонтальной оси показаны глубины въ метрахъ. На вертикальной съ одной стороны количество *Rotifera* (пойманныхъ сѣткой Скорикова при поднятіи на одинъ метръ), съ другой температура въ градусахъ Цельсія. (Оригин.).

3-я группа. Животныя отсутствуют (или немногочисленны) въ верхнихъ теплыхъ и нижнихъ холодныхъ

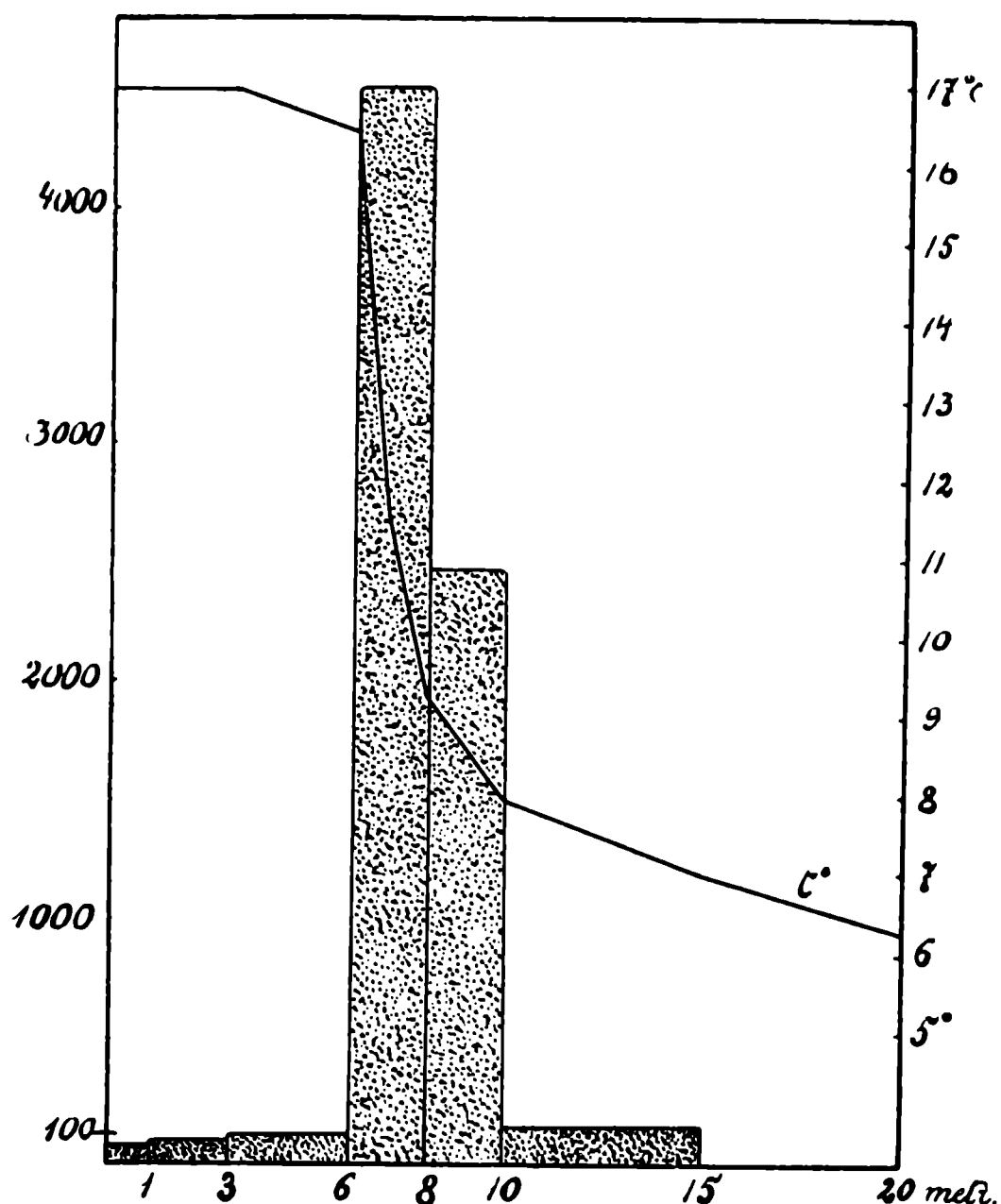


Рис. 101. Диаграмма, изображающая вертикальное распределение *Asplanchna priodonta* 7. VII. 11 въ Глубокомъ озерѣ. Обозначенія тѣ же. (Оригин.).

слояхъ; живутъ, занимая среднее положеніе. Къ числу такихъ организмовъ авторъ причисляетъ ракообразныхъ—*Bythotrephes* и *Leptodora*; мы же иллюстрируемъ эту группу распре-

дѣленіемъ коловратки *Asplanchna priodonta* въ Глубокомъ озерѣ (рис. 101)¹⁾.

4 - я группа. Организмы живутъ только въ холодныхъ глубинахъ. Животныя такого типа рѣже другихъ. Особенно характеренъ *Limnocalanus macrurus*, который въ шведскихъ озерахъ никогда не поднимается въ поверхностные слои.

Говоря о вертикальномъ распредѣленіи отдѣльныхъ формъ, не надо упускать изъ виду также возрастныя различія. Часто одинъ и тотъ же организмъ въ разномъ возрастѣ избираетъ для себя различные слои. Такъ, напримѣръ, въ лѣтнее время въ поверхностныхъ слояхъ озера вы обыкновенно встрѣтите большое количество наупліусовъ *Copepoda*; среди нихъ будутъ также и сформировавшіеся представители *Diaptomus* и *Cyclops*, но все очень мелкіе и неполовозрѣлые. Только изрѣдка между ними попадетсѣ взрослый экземпляръ. Наоборотъ, ловъ съ глубинъ озера, взятый въ тотъ же день, дастъ вамъ очень мало наупліусовъ и вообще молодежи, но зато въ достаточномъ количествѣ принесетъ взрослые экземпляры.

Надо отмѣтить, что самый поверхностный слой воды (приблизительно первая четверть метра) проявляетъ значительныя особенности. Въ немъ обычно днемъ чрезвычайно мало планктонныхъ животныхъ, ночью онъ гораздо богаче ими. Въ то же время лежащіе

¹⁾ Не надо думать, что во всѣхъ водоемахъ, населенныхъ какимъ-либо планктоннымъ организмомъ, послѣдній будетъ распредѣленъ одинаково. Такъ, напримѣръ, *Asplanchna priodonta* въ другихъ озерахъ Московской губерніи держится главной массой въ поверхностныхъ слояхъ. Вѣроятно, мы въ этихъ случаяхъ имѣемъ дѣло съ различными біологическими расами.

непосредственно за нимъ слои воды и днемъ содержать очень многочисленныхъ представителей зоопланктона. Объясненіе причинъ этого явленія мы найдемъ въ вертикальныхъ миграціяхъ и въ отрицательномъ фототропизмѣ планктонныхъ животныхъ (см. ниже).

Съ извѣстной осторожностью можно намѣтить нѣсколько типовъ озеръ съ различнымъ распределеніемъ зоопланктона. Осмотрительность необходима здѣсь потому, что общая картина складывается изъ распределенія множества отдѣльныхъ организмовъ. Каждый изъ нихъ подчиняется особымъ законамъ, появляется, размножается и достигаетъ своего максимума въ различное время, и зависитъ отъ многихъ внѣшнихъ элементовъ (напримѣръ, метеорологическихъ условій), въ свою очередь различныхъ въ разные годы. Трудно подобрать два года, за которые общій ходъ развитія планктона въ какомъ-либо водоемѣ былъ бы вполне тождественъ.

Въ большинствѣ озеръ лѣтомъ мы наблюдаемъ прямую слоистость зоопланктона, т.-е. въ поверхностныхъ слояхъ онъ скопляется въ наибольшихъ количествахъ, а съ глубиной число его представителей болѣе или менѣе сильно падаетъ. Къ такому типу относится Глубокое озеро, хотя въ немъ иногда и замѣчается незначительное увеличеніе количества планктона въ самыхъ глубокихъ слояхъ. Кромѣ того, порою наблюдается извѣстное обѣдненіе зоопланктономъ одного изъ среднихъ слоевъ, недостаточно однако рѣзкое, чтобы ему слѣдовало придавать большое значеніе. При изученіи распределенія нѣкоторыхъ отдѣльныхъ видовъ наличность бѣднаго прослойка замѣтна гораздо рѣзче. Такой характеръ

имѣло, напримѣръ, распределение *Polyarthra* 23. VI.

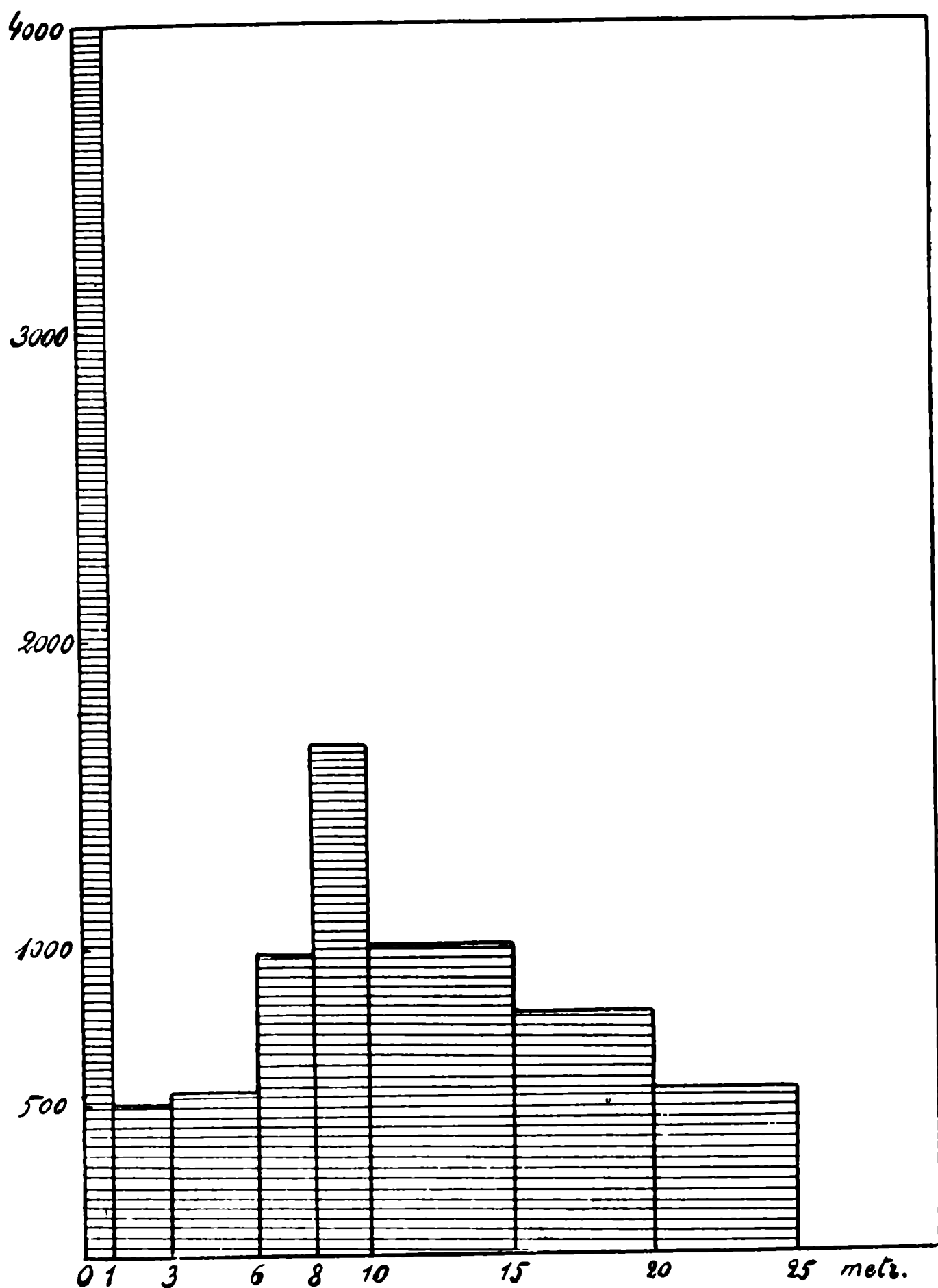


Рис. 102. Вертикальное распределение *Polyarthra platyptera* въ Глубокомъ озерѣ 23. vi. 1911 г. (Оригин.).

1911 года въ Глубокомъ озерѣ (рис. 102).

Въ нѣкоторыхъ другихъ водоемахъ этотъ прослойкъ выраженъ очень рѣзко и болѣе постоянно. Однимъ изъ хорошихъ представителей такого типа является озеро Пестово, Новгородской губерніи, Здѣсь на

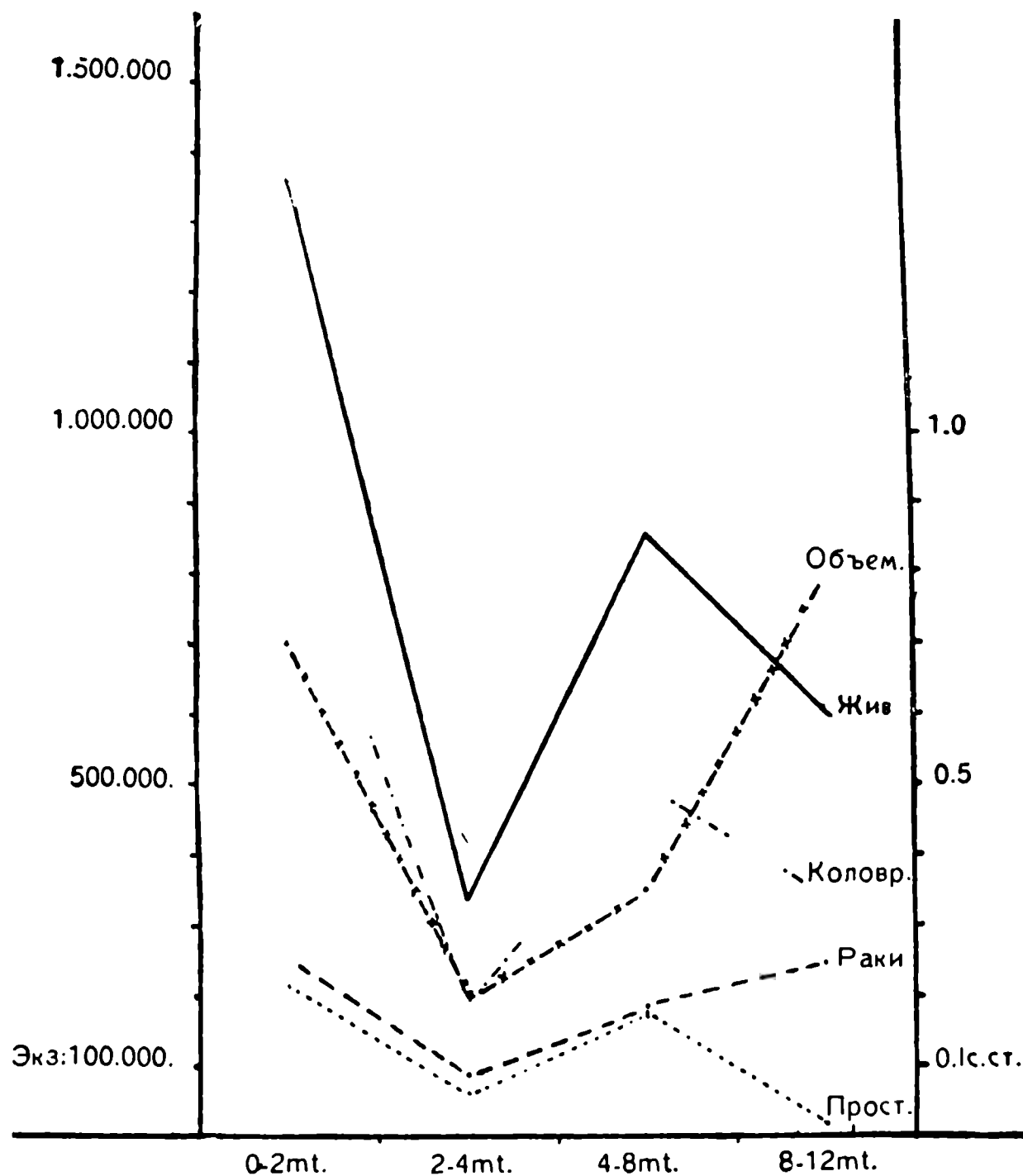


Рис. 103. Распределение по слоямъ животнаго планктона вообще и отдѣльныхъ его группъ. Озеро Пестово, 24. VII. 12. (По Скоринову).

глубинѣ 2 — 4 метровъ находится бѣдная зоопланктономъ зона. Это явленіе достаточно рѣзко бросается въ глаза на діаграммѣ, составленной Ско-

риковымъ для 24. VII. 1902 (рис. 103); мы видимъ, что и коловратки, и ракообразныя одинаково участвуютъ въ его образованіи.

Иногда въ мелкихъ озерахъ наблюдается какъ разъ обратная слоистость, т.-е. нижніе слои представляются наиболее населенными зоопланктономъ. Этотъ типъ прямо противоположенъ первому, но и между ними возможны переходы. Такъ, напримѣръ, въ томъ же Пестовскомъ озерѣ при наблюденіяхъ Скорикова поверхностный слой былъ бѣднѣе зоопланктономъ, чѣмъ слой на 8—12 метрахъ, а при наблюденіяхъ Гейнемана онъ былъ богаче всѣхъ остальныхъ слоевъ.

Наконецъ, нѣкоторыя глубокія швейцарскія озера представляютъ третій типъ. Ихъ поверхностные слои населены слабо, наиболее же богатый слой лежитъ на нѣкоторой опредѣленной глубинѣ. Ниже него вновь начинается уменьшеніе количества организмовъ.

Въ очень глубокихъ водоемахъ на глубинахъ возможно существованіе совершенно мертваго слоя. Иногда, впрочемъ, послѣдній начинается сравнительно неглубоко (такъ, напримѣръ, въ König-See съ 35 метр.). Въ другихъ же водоемахъ (Женевское озеро), наоборотъ, и на 200 метрахъ удавалось констатировать присутствіе организмовъ зоопланктона. Конечно, при исчезновеніи въ глубинахъ кислорода, а тѣмъ болѣе при развитіи сѣроводорода, также образуется мертвая донная зона. Къ сожалѣнію, мы еще очень мало знаемъ о вліяніи химизма водъ на вертикальное распредѣленіе планктона.

Въ заключеніе необходимо отмѣтить, что въ верхнихъ слояхъ распредѣленіе организмовъ можетъ мѣняться, и

иногда довольно сильно, отъ кратковременно дѣйствующихъ причинъ. Ниже намъ придется говорить о правильныхъ суточныхъ миграціяхъ планктона, обусловленныхъ смѣною дня и ночи. Но даже простая разница въ силѣ инсоляціи, вѣтеръ, волны и вообще движенія воды вызываютъ въ верхнихъ слояхъ водоема вертикальныя перемѣщенія планктона въ большемъ или меньшемъ масштабѣ.

Б. В е р т и к а л ь н ы я м и г р а ц і и п л а н к т о н а .

Представители планктона въ теченіе сутокъ совершаютъ въ вертикальномъ направленіи перемѣщенія, стоящія въ тѣсной зависимости отъ окружающихъ условій и подчиненныя опредѣленнымъ законамъ. Однако причины этихъ миграцій далеко не выяснены; это одинъ изъ самыхъ спорныхъ вопросовъ біологіи. Собственно говоря, нельзя трактовать о вертикальныхъ миграціяхъ планктона вообще, такъ какъ одни виды держатъ себя совершенно иначе, чѣмъ другіе. Даже возрастныя различія имѣютъ здѣсь большое значеніе, и взрослая форма передвигается въ вертикальномъ направленіи не такъ, какъ молодая. Животный и растительный міръ въ этомъ отношеніи тоже очень отличаются другъ отъ друга. Движенія растений могутъ быть только пассивными, — тѣ же животныя, которыя обладаютъ хорошо развитыми органами движенія, активно и иногда очень энергично передвигаются изъ одного слоя въ другой. Окружающія условія въ свою очередь чрезвычайно рѣзко вліяютъ на миграціи; часто совершенно не-

возможно понять, почему одинъ и тотъ же организмъ, дающій вполне опредѣленную картину такихъ миграцій въ одномъ водоемѣ, вовсе не показываетъ ихъ въ другомъ.

Чтобы имѣть болѣе или менѣе ясную схему этого явления, мы воспользуемся тѣми основными тезисами, которые Штейеръ предлагаетъ для его характеристики.

1) Разные виды зоопланктона проявляютъ эту особенность съ различной силой. Есть формы, вовсе не мигрирующія, въ то время какъ, напримѣръ, *Leptodora Kindtii* и *Cyclops leuckarti*, даютъ максимальный размахъ—до 30—40 метровъ.

2) Известные организмы зоопланктона въ одномъ озерѣ мигрируютъ, а въ другомъ нѣтъ. Наблюденія, выяснившія эту оригинальную особенность, были сдѣланы, между прочимъ, надъ *Daphnia hyalina*.

3) Амплитуда суточныхъ колебаній одного и того же организма въ разныхъ озерахъ различна.

4) Вертикальныя миграціи молодыхъ особей слабѣе, чѣмъ взрослыхъ, иногда даже вовсе не выражены.

5) Вертикальныя миграціи самцовъ и самокъ не всегда одинаковы. У *Cyclops strenuus* самки въ этомъ отношеніи оказались активнѣе самцовъ.

6) Размѣры суточныхъ вертикальныхъ миграцій зависятъ отъ времени года.

Для пониманія причинъ разсматриваемаго оригинальнаго явленія надо выяснить, нѣтъ ли какой-либо общей законности въ этихъ передвиженіяхъ планктонныхъ организмовъ. Оказывается, такая законность есть. Въ ночное время значительная часть представителей зоопланктона поднимается въ поверхностные слои водоема, а днемъ вновь опускается внизъ. Часто даже на первый взглядъ, не прибѣгая къ обработкѣ матеріала счетнымъ методомъ, можно видѣть, насколько ночные поверхностные ловы богаче животными, по сравненію съ дневными. Были попытки объяснить это чисто физическими причинами; таково, напримѣръ, толкованіе Оствальда. Онъ исходитъ изъ того несомнѣннаго факта, что днемъ температура поверхностныхъ слоевъ повышается, вслѣдствіе чего уменьшается внутреннее треніе воды ¹⁾. Поэтому условія «паренія» становятся хуже и организмы должны погружаться. Обратный подъемъ происходитъ вслѣдствіе того, что съ наступленіемъ ночного охлажденія возникаютъ вертикальные конвекціонные токи, содѣйствующіе всплыванію; въ послѣднемъ играютъ роль и активныя движенія самихъ организмовъ.

Признавая извѣстное значеніе за предположеніями В. Оствальда, современные изслѣдователи отводятъ его факторамъ только второстепенную роль, такъ какъ и въ водоемахъ западной Европы (работа Руттнера), и въ водоемахъ Россіи ²⁾ удалось констатировать вертикальныя миграціи подо льдомъ въ зимнее время года, т.-е. въ тотъ періодъ, когда суточные

¹⁾ Смотри въ первой главѣ формулу Оствальда.

²⁾ Неопубликованныя изслѣдованія Румянцева на Глубокомъ озерѣ Моск. губ.

колебанія температуры или отсутствуютъ, или же сведены до минимума, не могущаго имѣть никакого практическаго значенія въ интересующемъ насъ вопросѣ.

Итакъ, общаго объясненія вертикальныхъ миграцій приходится искать въ какой-либо иной области. Такой областью оказываются «таксическія» явленія. Этимъ терминомъ мы обозначаемъ реакцію организма на односторонне-направленное внѣшнее раздраженіе. Последнее можетъ быть самага разнообразнаго характера—тепловое, свѣтовое, электрическое, химическое и т. п. Реакція организма въ этомъ случаѣ бываетъ двоякая. Или онъ движется въ сторону раздраженія—такую реакцію мы называемъ положительной,—или же, наоборотъ, удаляется отъ его источника—реакція отрицательная. Эти термины переносятся и на самый организмъ; такъ, напримѣръ, мы говоримъ, что извѣстное животное при опредѣленныхъ условіяхъ «положительно геліотаксично», т.-е. идетъ къ источнику свѣта, или «отрицательно геліотаксично», т.-е. удаляется отъ него.

Здѣсь нѣтъ возможности останавливаться на теоріяхъ, объясняющихъ сущность таксическихъ явленій; съ одной стороны, это заведетъ насъ далеко за предѣлы разсматриваемыхъ нами вопросовъ, а съ другой—приходится признаться, что до сихъ поръ еще не существуетъ теоріи таксическихъ явленій, которую мы могли бы назвать общепринятой. Желаящіе найдутъ соотвѣтствующія гипотезы въ спеціальныхъ книгахъ, мы же въ нашихъ разсужденіяхъ будемъ исходить изъ таксическихъ явленій, какъ изъ безусловно существующаго факта.

Первое, что приходитъ въ голову, разъ мы имѣемъ дѣло съ суточными миграціями, это зависимость ихъ отъ явленій геліотаксиса. Очевидно, вертикальныя передвиженія — результатъ реакціи организма на ту или иную интенсивность свѣта. Дѣло въ томъ, что въ рассматриваемой области степень раздраженія не менѣе важна, чѣмъ его характеръ. Если по отношенію къ извѣстному раздражителю въ данныхъ условіяхъ организмъ проявляетъ положительныя таксическія свойства, то при усиленіи раздраженія (повышеніе крѣпости раствора при хемотаксисѣ, интенсивности свѣта при геліотаксисѣ и т. д.) онъ можетъ рѣзко перемѣнить реакцію и пріобрѣсти свойства отрицательно-таксическія. Поэтому картина суточныхъ миграцій представителей зоопланктона представляется намъ въ такой формѣ. Утромъ, при восходѣ солнца, находящіеся на поверхности животныя организмы раздражаются яркимъ свѣтомъ и становятся отрицательно геліотаксичными. Вслѣдствіе этого начинается ихъ удаленіе отъ источника свѣта, они погружаются. На извѣстной глубинѣ сила свѣта понижается, кромѣ того и сами организмы постепенно приспособляются къ данной его интенсивности,—опусканіе заканчивается. Когда наступитъ вечернее ослабленіе силы свѣта, то мигрирующие организмы, раздражаемые этимъ ослабленіемъ, становятся положительно геліотаксичными и вновь постепенно всплываютъ на поверхность.

Чтобы провѣрить, насколько эти соображенія соответствуютъ дѣйствительности, съ одной стороны, былъ поставленъ рядъ экспериментовъ въ лабораторіи, а съ другой, произведены извѣстныя наблюденія и

опыты въ естественныхъ условіяхъ. При этомъ были получены какъ разъ тѣ результаты, которыхъ и ожидали. Такъ, напримѣръ, былъ изслѣдованъ прудъ (въ Московской губерніи), половина котораго освѣщается солнцемъ, а другая сильно затѣнена деревьями. Оказалось, что днемъ количество животныхъ организмовъ поверхностнаго планктона на затѣненной сторонѣ значительно больше; то же самое получалось, когда брали планктонъ изъ освѣщеннаго района, но изъ-подъ пола небольшихъ мостковъ. Если же эти мостки оставляли на полчаса или на часъ разобранными, то скопившіеся въ поверхностномъ слое представители зоопланктона быстро опускались глубже. Подобная же картина наблюдалась въ Лунцкомъ озерѣ зимою, когда на извѣстномъ пространствѣ поверхность льда освобождалась отъ снѣга. Въ лабораторной обстановкѣ, варьируя такъ или иначе условія опыта, можно при посредствѣ свѣта вызвать самыя разнообразныя движенія планктонныхъ организмовъ.

Отношеніе организмовъ къ свѣту сильно зависитъ отъ состоянія среды. Измѣняются окружающія условія, и фототаксическая реакція организма можетъ принять совершенно иной характеръ. Большое вліяніе въ этомъ смыслѣ оказываетъ температура, измѣненіе крѣпости раствора и т. п.; даже механическое раздраженіе въ видѣ незначительнаго сотрясенія сосуда съ испытуемыми животными вызываетъ иногда полное нарушеніе установившихся отношеній. Вліяніе измѣненій температуры и концентраціи раствора (послѣднее, конечно, особенно важно для морскихъ организмовъ) въ общемъ сводится къ слѣдующей схемѣ:

Повышеніе температуры или уменьшеніе концентраціи рас- твора	{	Усиливаетъ отрицательно-фо- тотаксическую реакцію.
		Превращаетъ положительно- фототаксическую реакцію въ отрицательную.
Пониженіе температуры или повышеніе концентраціи рас- твора	{	Превращаетъ отрицательно- фототаксическую реакцію въ положительную.
		Усиливаетъ положительно- фототаксическую реакцію.

Со стороны нѣкоторыхъ авторовъ были сдѣланы попытки отвести свѣту второстепенное значеніе, а на первый планъ выдвинуть другіе факторы. Такъ, на-
примѣръ, Эстерли считаетъ, что въ основѣ вертикаль-
ныхъ миграцій лежатъ явленія геотаксиса, т.-е. реак-
ція организма на дѣйствіе силы земного притяженія.
Конечно, онъ не отрицаетъ вліянія свѣта, которое
совершенно ясно изъ вышеприведенныхъ данныхъ,
онъ только признаетъ его факторомъ вторичнымъ,
способнымъ однако измѣнять геотаксическую реакцію
животнаго. Онъ считаетъ, что *Cyclops albidus* (объектъ
его опытовъ) на свѣту позитивно геотаксиченъ, т.-е.
передвигается по направленію дѣйствія силы тяжести.
Послѣ же перехода въ темноту онъ становится нега-
тивно-геотаксичнымъ. По внѣшнему характеру явленіе
остается тѣмъ же самымъ, и доказать справедливость
толкованія Эстерли довольно трудно.

Наконецъ, нѣкоторые изслѣдователи (Францъ) под-
черкиваютъ, что въ явленіяхъ вертикальныхъ мигра-
цій, особенно у болѣе высоко организованныхъ план-
ктонныхъ существъ (напримѣръ, планктонныхъ рыбъ,
а также *Copepoda* и *Mysidae*), значительную роль
долженъ играть инстинктъ.

В. Горизонтальное распределѣніе планктона.

Въ то время, какъ планктонъ имѣетъ ясно выраженное неравномѣрное распределѣніе въ вертикальномъ направленіи, въ горизонтальномъ такую неравномѣрность установить не легко, особенно если говорить только о пелагической зонѣ, оставляя пока безъ вниманія зону береговую. Вопросъ о существованіи «тучъ» планктонныхъ организмовъ является до сихъ поръ весьма спорнымъ по отношенію къ озерамъ. Въ большинствѣ случаевъ при изслѣдованіи образцовъ планктона, взятыхъ въ нѣсколькихъ пунктахъ пелагической области озера, получается картина равномѣрнаго горизонтальнаго распределѣнія; только въ отдѣльныхъ случаяхъ попадаются указанія на образованіе «тучъ». Въ общемъ, повидимому, надо признать, что послѣднія представляютъ явленія исключительнаго характера. Исходя изъ такой точки зрѣнія, мы и производимъ количественныя работы по планктону, изучая его въ какомъ-нибудь опредѣленномъ пунктѣ озера и перенося полученные данныя на весь водоемъ.

Иначе обстоитъ дѣло въ болѣе мелкихъ водоемахъ, напримѣръ, въ прудахъ. Тамъ мы можемъ съ берега или съ борта лодки уже простымъ глазомъ замѣтить, какъ дафніи ходятъ цѣлыми клубами (особенно въ тѣни сплошныхъ покрововъ ряски). Въ такихъ небольшихъ водоемахъ возможны мѣстные измѣненія условій, вызывающія скопленія тѣхъ или иныхъ организмовъ, въ то время какъ въ болѣе крупныхъ условія равномѣрнѣе. Саксе находилъ

въ прудахъ «тучи» нѣкоторыхъ коловратокъ и объяснялъ ихъ образованіе тѣмъ, что въ опредѣленныхъ мѣстахъ водоема оказывались большія количества детрита; здѣсь же собирались тѣ виды коловратокъ, которые питаются детритомъ. Затѣненіе части пруда растущими на берегу деревьями точно также вызываетъ неравномѣрное горизонтальное распределеніе планктона ¹⁾).

Буркхардтъ выступилъ недавно съ соображеніями теоретическаго характера, которыми пытается не только доказать неравномѣрность горизонтальнаго распределенія планктона въ озерахъ, но и выяснить

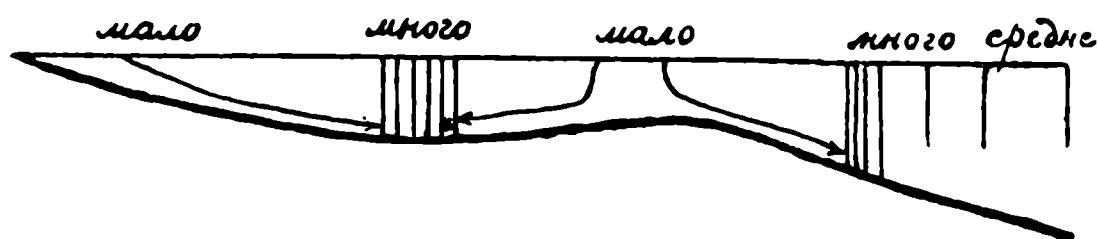


Рис. 104. Схема Буркхардта, объясняющая неравномерность горизонтальнаго распределенія планктона. (По Буркхардту).

тѣ законы, на основаніи которыхъ она возникаетъ. Буркхардтъ исходитъ изъ вертикальныхъ миграцій планктона, причемъ предполагаетъ, что, если организмъ при своемъ дневномъ опусканіи достигъ дна, то онъ не остается на мѣстѣ до времени всплыванія, а продолжаетъ медленно погружаться, перемѣщаясь при этомъ въ горизонтальномъ направленіи вдоль склона дна. Обратный подъемъ произойдетъ вновь по вертикальной линіи въ томъ пунктѣ, гдѣ организмъ будетъ застигнутъ временемъ поднятія. Такимъ образомъ,

¹⁾ Подобныя скопленія наблюдаются и у растительныхъ организмовъ, способныхъ къ самостоятельному движенію (*Euglena*, *Pandorina*, *Peridineae*).

въ тѣхъ озерахъ, гдѣ глубина не превышаетъ амплитуды вертикальныхъ миграцій, должны образоваться мѣста, богатые и бѣдные планктономъ, какъ это показываетъ составленная Буркхардтомъ схема (рис. 104).

Въ результатѣ планктонъ долженъ сосредоточиваться въ болѣе глубокихъ частяхъ водоема. Авторъ считаетъ это выгоднымъ въ біологическомъ смыслѣ, такъ какъ въ береговой полосѣ организмамъ планктона грозитъ рядъ опасностей; тамъ они болѣе доступны дѣйствию волнъ и вѣтра, колебанія температуры въ этой зонѣ значительнѣе и т. п.

Разсужденія Буркхардта страдаютъ однако теоретичностью, тѣмъ болѣе, что существуетъ рядъ фактовъ, говорящихъ прямо противъ нихъ и указывающихъ на бѣльшее богатство планктономъ береговой зоны по сравненію съ зоной пелагической. Поэтому мы должны оставить вопросъ о правильности этихъ соображеній открытымъ. Провѣрить ихъ особенно трудно потому, что каждый видъ и даже каждый возрастъ животнаго имѣетъ свою амплитуду миграцій, причемъ послѣдняя опять-таки различна въ различныхъ водоемахъ.

Въ тѣхъ сравнительно рѣдкихъ случаяхъ, когда на протяженіи пелагической части озера въ отдѣльныхъ пунктахъ имѣются рѣзко различныя физико-химическія условія, горизонтальное распредѣленіе планктона будетъ, конечно, неравномѣрнымъ. Мы уже видѣли выше, насколько своеобразно бываетъ горизонтальное распредѣленіе температуры въ Ладожскомъ озерѣ; изслѣдованіе показало, что на планктонъ оно отразилось съ достаточной рѣзкостью.

Если вопросъ о неравномѣрности распредѣленія

организмовъ въ пелагической области еще не достаточно выясненъ, то извѣстная разница между планктономъ пелагической и береговой зоны не подлежитъ сомнѣнію. Необходимо однако первоначально условиться, что понимать подъ терминомъ «береговая зона». Границей ея мы считаемъ предѣлъ распространенія въ глубину высшихъ растеній, такъ какъ присутствіе ихъ создаетъ спеціальныя условія, характерныя для береговой области. Въ разныхъ озерахъ ширина послѣдней, конечно, различна. Такъ, на примѣръ, въ имѣющемъ 45 аршинъ глубины Глубокомъ озерѣ она сравнительно не велика и достигаетъ 20—40 сажень. Другое большое озеро Московской губерніи—Тростенское, лежащее недалеко отъ перваго, при значительной поверхности очень мелко и растительность (рдестъ) разбросана по всему дну. Такимъ образомъ, здѣсь мы вовсе не можемъ провести границу между зонами пелагической и береговой. Наконецъ, въ альпійскихъ озерахъ съ обрывистыми, крутыми берегами послѣдняя практически часто бываетъ сведена къ нулю.

По наблюденіямъ на озерахъ разнаго типа (между прочимъ, на Пестовскомъ озерѣ) оказалось, что береговая зона часто представляется болѣе богатой планктономъ по сравненію съ пелагической. Однако это касается только количественныхъ отношеній, такъ какъ нѣкоторыя пелагическія формы не заходятъ въ береговую зону; къ нимъ, можетъ быть, окажутся примѣнимыми соображенія Буркхардта. Съ другой стороны, въ ея планктонѣ мы встрѣчаемъ нѣкоторые новые элементы,—здѣсь всегда есть извѣстное количество видовъ спеціально береговыхъ и донныхъ. Для

этой зоны озеръ иногда даже предлагалось особое названіе «полупелагической».

Береговая зона имѣетъ большое значеніе для планктона, какъ районъ, въ которомъ его представители могутъ проводить неблагоприятное для нихъ время. Въ нѣкоторыхъ водоемахъ наблюдалось, что съ осени многіе планктонные организмы перекочевываютъ къ берегу. Здѣсь они могутъ найти запасы пищи, здѣсь же оставляютъ на днѣ свои покоящіяся яйца. По мнѣнію ряда авторовъ, только тѣ изъ послѣднихъ (у коловратокъ и Cladocera) оживаютъ, которыя отложены именно въ береговой зонѣ, всѣ же остальные, опустившіяся на дно въ глубокихъ мѣстахъ, погибаютъ.

ХІ.

ПЛАНКТОНЪ ВОДОЕМОВЪ РАЗЛИЧНАГО ТИПА.

Планктонныя изслѣдованія прѣсныхъ водъ первое время производились почти исключительно на озерахъ. Водоемы прочихъ типовъ были въ забросѣ. Благодаря этому литература по планктону озеръ настолько богата, что съ ней нельзя даже и сравнивать литературу по прудовому и рѣчному планктону. Всѣ общіе вопросы планктонологіи (можетъ быть, за очень немногими исключеніями) рѣшались на основаніи изученія озерныхъ матеріаловъ; совершенно естественно поэтому, что посвященные этимъ вопросамъ отдѣлы нашей книги, трактуютъ главнымъ образомъ объ озерахъ. Въ настоящей главѣ, слѣдовательно, нѣтъ никакой нужды останавливаться на послѣднихъ спеціально,—это значило бы давать краткій конспектъ всего сказаннаго выше. Здѣсь мы коснемся водоемовъ иного характера и рассмотримъ тѣ отличія, которыя представляетъ ихъ планктонъ по сравненію съ озернымъ. Начнемъ съ прудовъ, какъ съ водовмѣстилищъ, близкихъ къ озерамъ и связанныхъ съ ними рядомъ нечувствительныхъ переходовъ.

ПЛАНКТОНЪ ПРУДОВЪ.

Когда мы употребляемъ терминъ «прудь» въ его обычномъ, разговорномъ смыслѣ, то подразумеваемъ подъ нимъ водоемъ, устроенный человѣкомъ, въ противоположность озеру, искусственно, при посредствѣ запруды, или просто выкопанный. Въ гидробиологической литературѣ эти термины понимаются нѣсколько иначе, вслѣдствіе чего исчезаетъ рѣзкая граница между озеромъ и прудомъ. Критеріемъ различія служить не происхожденіе водоема, а его глубина. Если онъ настолько мелокъ, что на днѣ повсюду могутъ произрастать высшія растенія,—то это прудъ; если онъ глубже и донная флора ограничена береговой зоной большей или меньшей ширины,—передъ нами озеро. Такимъ образомъ прудами оказываются многіе естественные водоемы, могущіе притомъ иногда имѣть очень значительную поверхность. Таково, напримѣръ, громадное Balaton-See (Platten-See) въ Австро-Венгріи; къ числу «прудовъ» придется отнести и извѣстное озеро Цадъ въ Африкѣ. Съ этой точки зрѣнія между прудомъ и озеромъ можно найти сколько угодно переходныхъ стадій. Наконецъ, озеро, постепенно заносимое иломъ и пересыхающее, также въ результатѣ обращается въ «прудь».

Несмотря на проистекающую отсюда расплывчатость и неопредѣленность терминологіи, приходится признать, что она находитъ свое оправданіе, такъ какъ біологія водоема зависитъ не столько отъ его происхожденія, сколько отъ физико-химическихъ свойствъ. Послѣднія же, конечно, во многомъ сходны

въ мелкихъ водоемахъ, безразлично будутъ они естественные или искусственные.

Чѣмъ отличаются условія жизни въ прудахъ отъ озерныхъ условій? Мы отмѣтили малую глубину рассматриваемыхъ водоемовъ. Изъ этого вытекаетъ отсутствіе въ лѣтнее время холодной, глубинной зоны, дающей убѣжище цѣлому ряду озерныхъ организмовъ. Вообще же температура прудовъ подвержена бѣльшимъ колебаніямъ, чѣмъ въ озерахъ. Въ жаркіе дни они прогрѣваются болѣе значительно, зимою ихъ температура падаетъ ниже. Ничтожная глубина обуславливаетъ еще и то обстоятельство, что дѣйствіе вѣтра сказывается до самаго дна, особенно на большихъ прудахъ, гдѣ достаточно мѣста, чтобы могла разгуляться волна. Въ химическомъ отношеніи, благодаря сравнительно меньшей массѣ воды, прудъ также оказывается въ большей зависимости отъ измѣненій окружающей среды, чѣмъ озеро.

Организмы, составляющіе планктонъ прудовъ, образуютъ безусловно своеобразный комплексъ, хотя тѣ или иныя опредѣленныя формы трудно считать спеціальными членами прудового планктона («гелеопланктона», какъ называетъ его Цахаріасъ). Каждая изъ нихъ можетъ быть найдена и въ водоемахъ другого типа, но отъ этого комплексы, въ которые онѣ комбинируются въ томъ или иномъ пруду, не становятся менѣе характерными.

Гелеопланктонъ можно характеризовать прежде всего съ отрицательной стороны по отсутствію въ немъ нѣкоторыхъ типичныхъ для озернаго планктона формъ, на примѣръ, *Bythotrephes*. Съ другой стороны, въ его составъ, въ качествѣ постоянныхъ членовъ,

входить рядъ видовъ, только случайно встрѣчающихся въ планктонѣ озеръ (но иногда довольно частыхъ въ ихъ береговой зонѣ).

Водоросли гелеопланктона отличаются большимъ разнообразіемъ; при этомъ роль діатомей по сравненію съ озерами очень незначительна. На первый планъ выступаютъ зеленныя водоросли, особенно различныя протококковые и десмидіевыя. Что касается ракообразныхъ, то надо отмѣтить значительное развитіе нѣкоторыхъ такихъ формъ, которыя въ планктонѣ

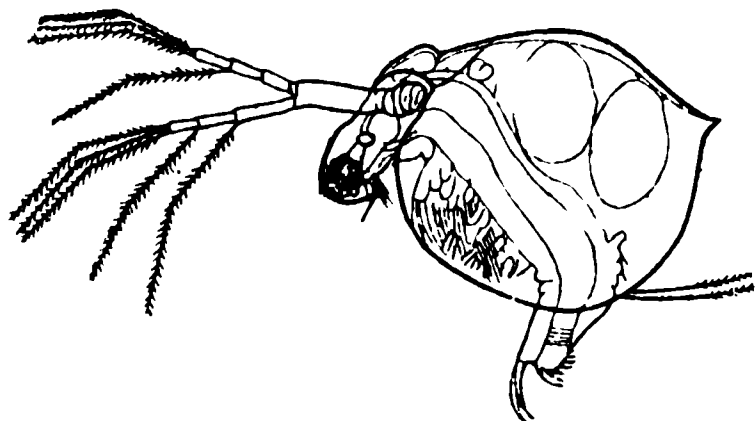


Рис. 105. *Ceriodaphnia quadrangula*. (По Лиллиеборгу).

озеръ встрѣчаются только какъ случайный элементъ. Изъ числа Cladocera часто и иногда массами попадаютъ *Ceriodaphnia* (рис. 105), а также различные роды и виды Lynceidae. Есть характерные предста-

вители Соперода. Изъ числа коловратокъ особенно распространены Brachionidae, которыя, съ одной стороны, являются хорошими пловцами, а съ другой, имѣютъ сильно развитой органъ ползанія и прикрѣпленія—ногу.

Наконецъ, прудовой планктонъ отличается отъ озернаго присутствіемъ гораздо бѣльшаго количества случайныхъ формъ, что вполне понятно, благодаря близости дна и широкому распространенію растительности.

Въ виду того, что измѣненія внѣшнихъ условій на прудахъ отражаются значительно рѣзче, чѣмъ на

озерахъ, различія въ составѣ планктона въ разные годы бросается здѣсь въ глаза еще сильнѣе.

ПЛАНКТОНЪ РЪКЪ.

Относительно рѣчного планктона до сихъ поръ идетъ полемика о томъ, имѣемъ ли мы право говорить о составляющемъ его комплексѣ организмовъ, какъ о специальной біологической группѣ, присваивая послѣдней названіе «потамопланктонъ». Многіе авторы, ссылаясь на разнообразіе, которое по своему составу представляетъ планктонъ разныхъ рѣкъ, и на различіе способовъ, которыми онъ формируется, отвергаютъ такой общій терминъ. Мы не будемъ останавливаться на этомъ спорѣ,—для насъ не важно, можно или нельзя употреблять терминъ «потамопланктонъ»; постараемся просто представить себѣ общую картину происхожденія и жизни рассматриваемаго комплекса организмовъ.

Рѣки все время получаютъ изъ различныхъ, связанныхъ съ ними, водоемовъ запасы живыхъ существъ, которые постепенно проносятся внизъ по теченію; если рѣка достаточно длинна, общій составъ ея планктона можетъ за это время значительно измѣниться.

Многія рѣки питаются водою изъ озеръ, лежащихъ въ ихъ верховьяхъ, или протекаютъ черезъ озера. Въ этихъ случаяхъ озерный планктонъ будетъ играть значительную роль въ созданіи планктона рѣчного. Не надо однако думать, что здѣсь мы имѣемъ дѣло съ чисто механическимъ увлеченіемъ рѣкою всего комплекса озерныхъ планктонныхъ организмовъ. Въ самомъ началѣ мы уже встрѣчаемся съ нѣкоторымъ отборомъ. Если то мѣсто озера, гдѣ изъ него

начинается рѣка, мелко и теченіе въ немъ не сильно, то естественно, что въ рѣку не будутъ попадать формы, которыя въ силу 'гѣхъ или иныхъ обстоятельствъ держатся въ болѣе глубокихъ слояхъ воды. Животныя же поверхностныхъ слоевъ обычно проявляютъ стремленіе итти противъ возникающаго тока воды и потому часть ихъ удаляется прочь отъ тѣхъ мѣстъ, гдѣ теченіе озерной воды къ истоку рѣки становится сколько-нибудь замѣтнымъ. Наконецъ, истоки рѣки, особенно лѣтомъ, могутъ сильно зарастать, теченіе ослабляется, и озерная вода какъ бы фильтруется передъ поступленіемъ ея въ самое русло рѣки.

Вторымъ факторомъ, способствующимъ развитію рѣчного планктона, являются заводи и старицы, очень многочисленныя по берегамъ нѣкоторыхъ рѣкъ. Однако наблюдается иногда, что тѣ организмы, которыми старица прямо кишитъ, выносятся на теченіе рѣки только въ очень незначительныхъ количествахъ. Во всякомъ случаѣ дожди вызываютъ болѣе сильное теченіе, и прибыль воды въ заводяхъ и старицахъ составляетъ часть ихъ планктона выйти въ рѣку.

Наконецъ, для нѣкоторыхъ по крайней мѣрѣ рѣкъ отмѣчаютъ большую роль обитателей дна въ формированіи ихъ потамопланктона. Иногда это явленіе зависитъ отъ простого взмучиванія, иногда же оно носитъ болѣе сложный характеръ. Въ извѣстныхъ условіяхъ возможно образованіе на днѣ сплошныхъ дерновинъ сине-зеленой водоросли *Oscillatoria*. Такія дерновины въ свою очередь служатъ субстратомъ для богатаго развитія въ нихъ другихъ организмовъ. Подъ вліяніемъ лучей солнца водоросли образуютъ большіе пузырьки кислорода, которые въ концѣ

концовъ поднимають кверху хлопья *Oscillatoria*. Подобное явленіе, вѣроятно, каждый наблюдалъ на прудахъ. Теченіе разрушаетъ хлопья, и какъ *Oscillatoria*, такъ и обитавшіе въ ея дерновинахъ организмы переходятъ въ планктонъ. Въ Эгерѣ почти весь планктонъ образуется этимъ путемъ и состоитъ изъ массы жгутиконосныхъ (*Trachelomonas*, *Phacus*, *Bodo*), пьавковидныхъ коловратокъ и т. п.

Итакъ, тѣмъ или инымъ способомъ извѣстная комбинація организмовъ оказывается во взвѣшенномъ состояніи въ водѣ рѣки. Въ дальнѣйшемъ происходитъ переработка рѣкою полученнаго матеріала, и вотъ тутъ-то и создаются нѣкоторыя опредѣленные черты, болѣе или менѣе общія для рѣкъ вообще. Впервыхъ, многіе организмы бываютъ принуждены исчезнуть, выпасть изъ состава планктона, такъ какъ условія оказываются мало пригодными для ихъ существованія. При этомъ гораздо меньшія затрудненія испытываютъ существа растительныя, а также снабженные хроматофорами жгутиконосныя, потому что теченіе не представляетъ препятствія для ихъ питанія. Другое дѣло животные организмы, приспособленные къ стоячей водѣ; для нихъ теченіе можетъ оказаться очень неудобнымъ, оно можетъ мѣшать ихъ движеніямъ вообще, а процессамъ принятія пищи въ частности. И, дѣйствительно, мы видимъ, что въ большинствѣ случаевъ планктонъ рѣкъ преимущественно растительный. На первое мѣсто выступаютъ обычно діатомеи, почему рѣчной фито-планктонъ характеризовали, какъ «діатомовый», въ противоположность прудовому, изобилующему протококковыми и десмидіевыми водорослями.

Изъ числа животныхъ богаче другихъ представлены коловратки, ракообразнымъ же, повидимому, эти условія мало подходятъ, и они въ количественномъ отношеніи отступаютъ на задній планъ. Лучше всего переносятъ такое переселеніе представители рода *Bosmina*.



Рис. 106. *Bosmina longirostris* О. Ф. М. (Микрофотографія Цахариаса).

Организмы, выдержавшіе переходъ изъ стоячихъ водъ въ текучія, не только пассивно проносятся внизъ рѣкою, но могутъ и размножаться на ея теченіи. Новыя условія не мѣшаютъ, конечно, размноженію тѣхъ формъ, у которыхъ оно совершается при посредствѣ дѣленія (какъ у водорослей) или безъ оплодотворенія—партеногенетически (коловратки, *Cladocera*). Несомнѣнно однако, что, по крайней мѣрѣ въ рѣкахъ съ неслишкомъ сильнымъ теченіемъ, способны размножаться и тѣ виды, которые для этого нуждаются въ

оплодотвореніи. Въ нѣкоторыхъ рѣкахъ Россіи (напримѣръ, въ Окѣ) удавалось находить одновременно самцовъ извѣстнаго вида коловратокъ и самокъ того же вида, несшихъ «зимнія», т.-е. оплодотворенныя, яйца; эти находки были сдѣланы въ такихъ мѣстахъ рѣки, которыя не давали возможности предполагать выносъ этихъ особей изъ какихъ-либо ближайшихъ водоемовъ.

Размноженіе нѣкоторыхъ видовъ планктонныхъ организмовъ, попавшихъ въ рѣку, иногда можетъ быть особенно интенсивнымъ вслѣдствіе измѣненныхъ условій (напримѣръ, благодаря исчезновенію какого-нибудь конкуррента); такимъ образомъ планктонъ на теченіи рѣки будетъ подвергаться еще дальнѣйшимъ измѣненіямъ.

Кромѣ указанныхъ выше факторовъ на характеръ планктона рѣки сильно вліяетъ быстрота ея теченія. Чѣмъ послѣднее быстрѣе, тѣмъ нѣблагопріятнѣе условія обитанія для планктона, и въ концѣ концовъ дѣло дѣйствительно сводится къ пассивному сносу внизъ попавшихъ въ рѣку организмовъ. Наоборотъ, тихое, ровное теченіе способствуетъ богатому развитію планктона. Въ этомъ отношеніи рѣки Россіи представляютъ большой интересъ, такъ какъ, стекая по незначительному уклону обширной русской низменности и имѣя большую длину, онѣ даютъ планктону возможность сильно развиться; съ другой стороны, послѣдній на протяженіи рѣки можетъ подвергнуться значительной переработкѣ.

Какъ мы указывали выше, въ рѣчномъ планктонѣ особенно интенсивно развиваются опредѣленныя группы организмовъ, такъ что опытный изслѣдова-

тель съ большей или меньшей долей вѣроятія сумѣеть отличить планктонъ, собранный въ рѣкѣ, отъ планктона прудового или озернаго. Рѣшающую роль въ этомъ вопросѣ будетъ имѣть, конечно, не нахожденіе какихъ-либо отдѣльныхъ характерныхъ формъ, а общій типъ всего планктона, весь комплексъ составляющихъ его существъ. Правда, были сдѣланы попытки установить группу организмовъ, свойствен-

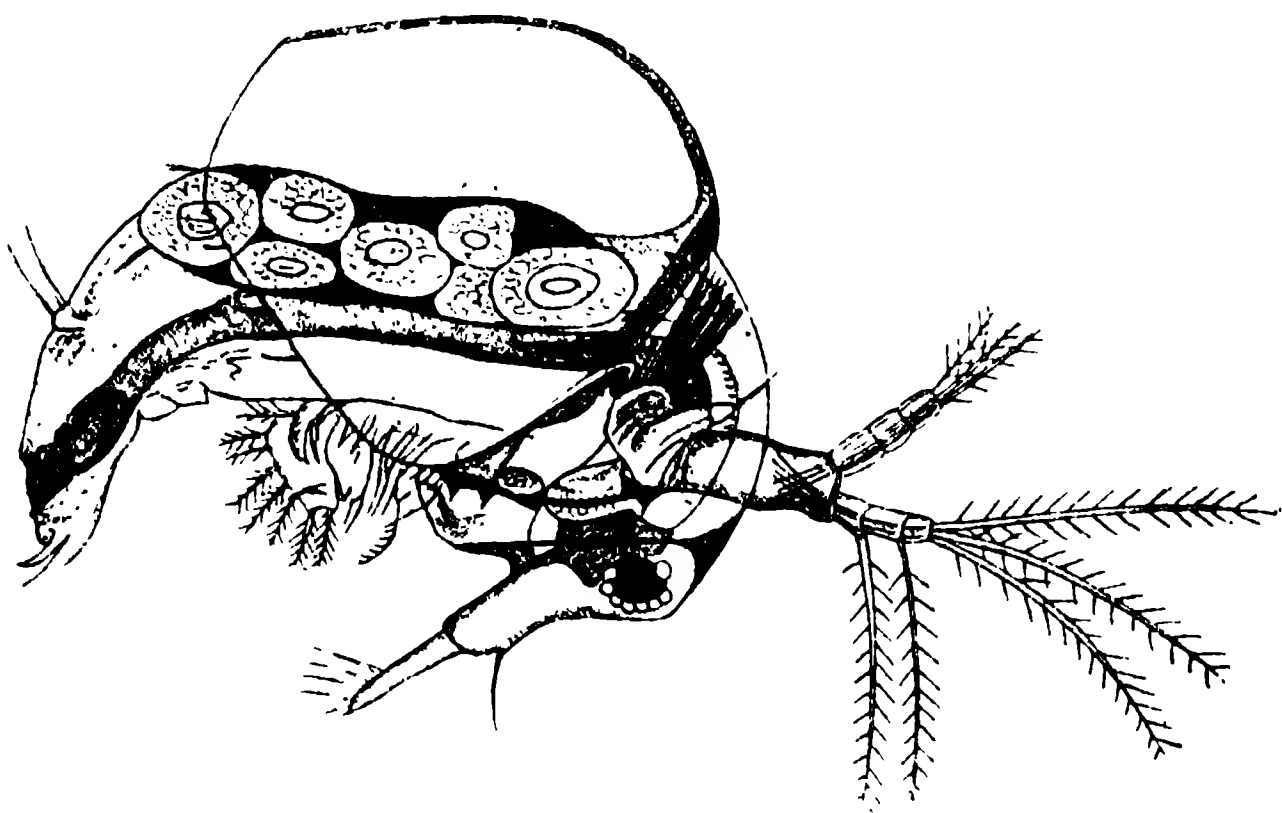


Рис. 107. *Bosminopsis zernowi* Linko. (По Мейснеру).

ныхъ специально рѣкамъ («автопотамныя» формы), но нельзя сказать, чтобы онѣ увѣнчались значительнымъ успѣхомъ. Такъ, двѣ «автопотамныя» водоросли, описанныя Шрёдеромъ, позже были найдены Леммерманомъ въ прудахъ и озерахъ. До сихъ поръ однако не удалось найти въ другихъ водоемахъ, кромѣ рѣкъ, нѣкоторые бактеріальные организмы (*Micrococcus rhenanus*, *Sarcina alba*, *Bacillus liquidus*). Изъ числа

ракообразныхъ извѣстенъ родъ *Bosminopsis*, представители котораго встрѣчаются почти исключительно въ рѣкахъ. Это во всякомъ случаѣ вѣрно для *Bosminopsis zernowi* (рис. 107), который встрѣченъ въ предѣлахъ Россіи въ бассейнахъ Волги, Оби и Днѣпра. Можетъ быть, и среди коловратокъ удастся установить двѣ-три формы такого же типа. Во всякомъ случаѣ важно не нахожденіе такихъ сомнительныхъ «автотамныхъ» формъ, а общій характеръ рѣчного планктона.

Разсмотримъ теперь планктонъ какой-нибудь типичной русской рѣки, не стоящей въ слишкомъ тѣсной связи съ озерами, чтобы выяснить себѣ руководящую группу организмовъ потамопланктона. Какъ примѣръ, можно взять Оку. Въ виду того, что зоопланктонъ русскихъ рѣкъ изученъ лучше фитопланктона, намъ придется остановиться, главнымъ образомъ, на первомъ. Особенное вниманіе надо удѣлить коловраткамъ, такъ какъ онѣ всецѣло доминируютъ надъ ракообразными.

Планктонъ Оки былъ изученъ для лѣтняго времени. Въ немъ господствовали коловратки; ракообразныхъ было мало,—постоянно встрѣчались только представители рода *Bosmina*. Водоросли также были малочисленны и не типичны; діатомей, обычно составляющихъ главную массу растительныхъ организмовъ рѣки, немного. Чаше другихъ водорослей попадался *Pediastrum*. Изъ числа коловратокъ наиболее сильно развиты представители рода *Brachionus*, особенно *Brachionus pala-amphiceros*. Послѣдній видъ постоянно встрѣчается въ рѣкахъ и можетъ быть признанъ характернымъ членомъ рѣчного комплекса. Много-

численна *Synchaeta stylata*, также широко распространенная въ рѣкахъ вообще. Есть и еще нѣсколько формъ подобнаго характера. Необходимо отмѣтить отсутствіе въ Окѣ типично-озерныхъ видовъ, на примѣръ, *Notholca longispina*, *Conochilus unicornis* и другихъ. Среди водорослей озерныхъ формъ также почти нѣтъ.

Ока можетъ служить (по крайней мѣрѣ за періодъ ея обслѣдованія) примѣромъ рѣки, получающей свой планктонъ не изъ озеръ, а изъ болѣе мелкихъ водоемовъ, и успѣвающей на своемъ протяженіи переработать его настолько, что онъ принимаетъ вполне опредѣленный характеръ. Полную противоположность этой рѣкѣ представляетъ Нева. Ея планктонъ происходитъ изъ огромнаго Ладожскаго озера, на своемъ короткомъ теченіи она не успѣваетъ измѣнить его сколько нибудь значительно. Поэтому невскій планктонъ—типично-озерный и рѣзко отличается отъ окскаго. Такъ, на примѣръ, родъ *Brachionus*, столь сильно развитый въ Окѣ, здѣсь отсутствуетъ. Зато очень богато представленъ родъ *Notholca*.

Есть въ Россіи и рѣки промежуточнаго характера между двумя упомянутыми. Такова наилучше изученная рѣка Россіи—Волга. Въ верховьяхъ она непрерывно получаетъ изъ озеръ запасы озерныхъ формъ, но на громадномъ протяженіи своемъ успѣваетъ этотъ планктонъ значительно переработать. Такимъ образомъ, съ одной стороны, выступаютъ характерныя черты рѣчного планктона, отмѣченные нами для Оки, а съ другой,—сохраняется группа видовъ, рѣзко подчеркивающая его озерное происхожденіе.

Наконецъ, рѣки, протекающія по болотистой мѣст-

ности и сами сильно заросшія, могутъ заключать въ составѣ своего планктона много формъ болотнаго типа. Такой характеръ носить Припять.

Мы уже выше останавливались на классификаціи планктонныхъ организмовъ въ той формѣ, въ которой она примѣняется къ озерному планктону. По отношенію къ планктону рѣчному эту классификацію пытались нѣсколько видоизмѣнить. Между прочимъ, русскіе изслѣдователи Мейснеръ и Зыковъ раздѣляютъ организмы планктона рѣкъ на группы, соотвѣтственно ихъ происхожденію, а именно:

1) Л и м н о п о т а м н ы я ф о р м ы, т.-е. организмы озернаго происхожденія.

2) Г е л е о п о т а м н ы я ф о р м ы—организмы прудового происхожденія.

3) Б е н т о п о т а м н ы я ф о р м ы—остальные организмы рѣки, происхожденія доннаго.

Эта классификація имѣетъ однако одинъ недостатокъ, зависящій отъ того, что для озеръ и прудовъ, какъ мы знаемъ, характерны не столько отдѣльныя формы, сколько ихъ комплексы, причемъ одинъ и тотъ же видъ часто входитъ въ два разныхъ комплекса сразу. Поэтому практически распредѣленіе организмовъ рѣки по указаннымъ группамъ оказывается затруднительнымъ.

Остальныя попытки классификаціи потоко-планктона представляютъ видоизмѣненія и приспособленія вышеприведенной классификаціи озерныхъ формъ, основанной уже на иномъ принципѣ. Упомяну здѣсь слѣдующія главныя подраздѣленія:

1) А в т о п о т а м н ы я ф о р м ы — указанная выше группа планктонныхъ организмовъ, свойственная, предположительно, только рѣкамъ.

2) Э в п о т а м н ы я ф о р м ы—организмы, одинаково хорошо живущіе и размножающіеся, какъ въ стоячихъ водоемахъ, такъ и въ рѣкахъ.

3) Т ю х о п о т а м н ы я ф о р м ы—организмы, попадающіе въ рѣки изъ различныхъ другихъ водоемовъ, но въ рѣкѣ не могущіе размножаться.

4—6) В р е м е н н о - п л а н к т о н н ы я, п а с - с и в н о - п л а н к т о н н ы я ф о р м ы, п с е в д о - п л а н к т о н ъ. Эти группы сохраняютъ то же значеніе, какъ и по отношенію къ озерному планктону.

7) Б е н т о п о т а м н ы я ф о р м ы—виды, тѣмъ или инымъ способомъ попавшіе въ планктонъ со дна, которое является ихъ естественнымъ мѣстомъ обитанія.

ПЛАНКТОНЪ СТАРИЦЪ.

Въ большей или меньшей связи съ рѣками стоитъ цѣлый рядъ водоемовъ, какъ, на примѣръ, старицы, заводи, заливныя озера. Изучены они еще очень мало, такъ что нѣтъ возможности давать біологическую характеристику отдѣльныхъ перечисленныхъ группъ водоемовъ; можно остановиться только на общей для всѣхъ нихъ связи съ рѣкой и на томъ, насколько такія отношенія отражаются на ихъ планктонѣ.

Весною при высокомъ стояніи воды, когда старицы (будемъ употреблять это названіе въ широкомъ смыслѣ) непосредственно соединены съ рѣкой, конечно, нельзя подмѣтить какихъ-либо отличій между ихъ планктономъ и планктономъ свободнаго теченія. Но вотъ наступаетъ пониженіе уровня рѣки, и наши водоемы отъ нея обособляются. Съ этого момента ихъ жизнь начинается итти своимъ, самостоятельнымъ путемъ.

Въ то время, какъ въ фитопланктонѣ рѣки продолжаютъ преобладать діатомей, въ старицѣ, въ тихой, стоячей водѣ, развивается флора совершенно другого рода—разнообразныя сине-зеленыя водоросли и жгутиконосныя (наблюденія на Волгѣ подѣ Саратовомъ). Подобныя измѣненія наблюдаются и въ составѣ фауны. Въ то же время и планктонъ рѣки можетъ далеко уйти отъ своего первоначальнаго состоянія, такъ какъ спадъ воды въ верховьяхъ часто сильно отражается на всемъ питаніи рѣки водою, а, слѣдовательно, и на получаемомъ ею планктонѣ. Благодаря этому картины, единовременно наблюдаемыя въ рѣкѣ и въ старицѣ, оказываются совершенно различными.

Однако связь съ рѣкою не проходитъ для старицы безслѣдно. Наряду съ богатымъ развитіемъ новыхъ формъ мы встрѣтимъ и виды, не свойственные стоячему водоему, напримѣръ, извѣстныхъ діатомей; находили между прочимъ и такія, которыя нѣкоторыми авторами причислялись къ «спеціально-рѣчнымъ». То же самое справедливо и по отношенію къ животнымъ организмамъ. Очень характерная картина наблюдалась для старицъ Оки въ южной части Московской губерніи. На первый взглядъ она представлялась парадоксальной. Въ то время какъ въ началѣ іюня Ока вовсе не несла въ составѣ своего планктона коловратокъ, характеризующихъ собою ледниковыя озера средней полосы Россіи, онѣ въ этотъ же періодъ оказались многочисленными въ рядѣ окскихъ старицъ. Объясненіе можно найти въ томъ обстоятельстве, что весною, когда вода была высока, Ока или ея притоки могли получать запасы подобныхъ формъ изъ связанныхъ съ ними озеръ; позже, по спадѣ водъ, связь

эта ослабла, а, можетъ быть, и вовсе прекратилась, и озерныя формы перестали поступать въ Оку. Однако рѣка уже успѣла занести ихъ въ соединенныя съ ней старицы. Въ послѣднихъ онѣ размножились и лѣтомъ оказались довольно многочисленными, въ то время какъ въ Окѣ теченіе унесло внизъ всѣхъ представителей этихъ видовъ, а новыхъ на ихъ мѣсто уже не приносило. Подобное же появленіе озерныхъ формъ (коло-вратокъ) въ водоемахъ, связанныхъ съ рѣкою, автору удалось констатировать кромѣ Оки также въ Днѣпрѣ, въ водоемахъ Труханова острова (подъ Кіевомъ).

Такимъ образомъ ежегодное соединеніе старицъ съ рѣкою сказывается въ той или иной формѣ на ихъ планктонѣ съ достаточной ясностью.

ПЛАНКТОНЪ ПЕЩЕРНЫХЪ ВОДОЕМОВЪ.

Условія жизни водныхъ организмовъ въ пещерныхъ водоемахъ очень своеобразны и сводятся къ слѣдующему:

1) Полное отсутствіе свѣта; только въ нѣкоторыя пещеры проникаютъ иногда лучи его, но и то въ крайне скудномъ количествѣ.

2) Значительная влажность, приводящая къ тому, что даже и при полномъ спадѣ воды въ томъ или иномъ подземномъ водоемѣ для организмовъ его есть еще возможность перенести эти неблагоприятныя условія.

3) Всегда болѣе или менѣе низкая температура.

4) Значительное содержаніе въ водѣ углекислоты.

Результатомъ постоянной темноты является отсутствіе зеленыхъ водорослей и вообще снабженныхъ пигментомъ растеній; слѣдовательно, жизнь пещерныхъ водоемовъ не можетъ существовать самостоятельно,—

какіе-либо источники питательныхъ веществъ должны проникать со стороны. Такой источникъ представляютъ частицы детрита, а особенно мелкіе обломки древесины, постоянно попадающіеся въ водахъ пещеръ. Конечно, ихъ недостаточно, чтобы способствовать развитію особенно богатой жизни, поэтому пещернымъ организмамъ очень часто приходится сталкиваться съ недостаткомъ пищи¹⁾. Съ другой стороны, такой односторонній составъ питательныхъ веществъ обусловливаетъ и однообразный характеръ планктона пещерныхъ водоемовъ²⁾. Такъ, напримѣръ, коловратокъ въ нихъ не встрѣчается, планктонная сѣтка приноситъ почти исключительно *Copepoda* (которые вообще часто питаются детритомъ и въ наземныхъ водоемахъ) и нѣкоторыхъ плоскихъ червей.

Жизнь въ пещерныхъ водоемахъ должна сильно отражаться на всей организаціи населяющихъ ихъ существъ, а особенно на органахъ чувствъ. Глаза часто совершенно отсутствуютъ (*Cyclops zschokkei*) или значительно редуцированы (*Cyclops bathybius*). Иногда у различныхъ особей одного и того же вида мы находимъ глаза на разныхъ ступеняхъ редукціи,—следовательно, здѣсь этотъ редукціонный процессъ, если можно такъ выразиться, мы застаемъ еще «на ходу». Въ то же время наблюдается усиленное развитіе органовъ осязанія и обонянія³⁾, долженствующихъ до

¹⁾ Нѣкоторые авторы полагаютъ, что по временамъ пещерныя животныя спасаются отъ голодной смерти, впадая въ состояніе, подобное летаргическому сну.

²⁾ Здѣсь, следовательно, мы можемъ найти: во первыхъ, организмы, питающіеся разлагающимися органическими веществами, а во вторыхъ, хищниковъ, живущихъ на счетъ представителей первой группы.

³⁾ Особенно у *Isopoda* и *Amphipoda*; у *Copepoda* это выражено недостаточно.

извѣстной степени замѣститъ ненужные въ темнотѣ и потому утраченные органы зрѣнія.

Точно также и на остальную организацію пещерный образъ жизни вліяетъ очень замѣтно. Животныя теряютъ окраску, а порою и вовсе становятся прозрачными. Общіе размѣры организма обычно меньше, чѣмъ у соотвѣтствующихъ формъ, обитающихъ въ открытыхъ водоемахъ. Извѣстный изслѣдователь пещерной фауны Вирэ считаетъ причиной такого уменьшенія размѣровъ недостаточность питанія. Другіе авторы однако полагаютъ, что этотъ факторъ вліяетъ не на величину отдѣльныхъ индивидуумовъ, а на общее ихъ количество и на число откладываемыхъ ими яицъ.

Организмы пещерныхъ водоемовъ, конечно, попадали туда впервые случайно, будучи заносимы различными источниками, уходящими подъ землю. Бѣльшая часть изъ нихъ погибала, но нѣкоторые приспособились къ новымъ условіямъ существованія. Для извѣстныхъ формъ этотъ переходъ явился даже спасительнымъ, благодаря низкой температурѣ подземныхъ водоемовъ. Такимъ именно образомъ въ Средней Европѣ спасся рядъ стенотермическихъ ледниковыхъ реликтовъ, которые скрылись подъ землею въ «эпоху литторины», когда средняя температура нашей части свѣта была градуса на два выше современной. Въ данное время наблюдается, что подобныя формы (очевидно, благодаря послѣдовавшему за эпохой литторины понижению температуры) выходятъ обратно въ открытые водоемы. Это извѣстно для нѣкоторыхъ ракообразныхъ (*Niphargus puteanus*) и планарій (*Planaria Mrazeki*).

XII

ЖИЗНЬ ЗАГРЯЗНЕННЫХЪ ВОДЪ.

Вопросъ объ опредѣленіи степени чистоты воды за послѣднее время пріобрѣтаетъ все бѣольшую и бѣольшую остроту. Прежде всего очень важное значеніе имѣетъ оцѣнка питьевой воды. При тѣхъ грандіозныхъ размѣрахъ, которыхъ достигли современные города, подземныхъ водъ, добываемыхъ колодцами разнаго типа, не хватаетъ, и жители принуждены прибѣгать къ употребленію рѣчной воды. Къ такому водоснабженію перешла Москва, пользовавшаяся ранѣе исключительно Мытищенскими источниками, такъ же совершается и водоснабженіе Петербурга. Примѣръ послѣдняго особенно хорошо показываетъ, насколько надо быть осторожнымъ при выборѣ мѣста рѣки, откуда вода будетъ поступать въ водопроводъ. Увѣренность, что «невская вода самая чистая въ мірѣ», привела къ тому, что водопріемникъ помѣстили въ районъ города. Выше него оказались стоки съ двѣнадцати улицъ, вода загрязнялась даже ватерклозетными нечистотами. Понятна та постоянная заболѣваемость отъ сырой воды, та трудность борьбы съ холерой, которая наблюдается въ Петербургѣ. Загрязненіе годъ отъ году все росло, развивалось

и фабричное дѣло. Одинъ только пироксилиновый заводъ спускалъ въ Охту до 800 пудовъ смѣси сѣрной и азотной кислотъ, изъ которыхъ болѣе 400 пудовъ попадало въ Неву. Въ данное время Петербургское Городское Управленіе занято мыслью о проведеніи чистой, незагрязненной воды изъ Ладожскаго озера.

Вторая группа водъ, которая также должна подвергаться оцѣнкѣ,—это воды сточныя. Въ большихъ городахъ количество жидкости, выносимой за сутки канализаціей, громадно (данныя по городамъ Западной Европы опредѣляютъ его выше 100 литровъ на человека, не считая еще значительныхъ массъ фабричныхъ сточныхъ водъ). Вся эта вода оказывается крайне опасной, такъ какъ несетъ зачатки всевозможныхъ болѣзней¹⁾, а также различные минеральные яды (съ фабрикъ).

Небольшіе населенные пункты, отдѣльныя фабрики спускаютъ эти сточныя воды въ рѣки или другіе водоемы и тѣмъ самымъ сильно загрязняютъ ихъ; точно также и деревенскіе пруды загрязняются стоками съ улицъ, навозомъ скота, оставленнымъ на мѣстахъ водопоя, мытьемъ бѣлья и тому подобными способами. Необходимо, слѣдовательно, установить методы выясненія степени пригодности загрязненныхъ такимъ образомъ водоемовъ для тѣхъ или иныхъ потребностей человека. Крупные города въ большинствѣ случаевъ принимаютъ мѣры къ обезвреживанію своихъ сточныхъ жидкостей. Послѣднія отстаиваются въ специальныхъ системахъ бассейновъ, очищаются при посредствѣ

¹⁾ Особенно часто удается обнаружить бактеріи тифа (а во время эпидемій и холеры), такъ какъ онѣ выносятся съ фекальными массами.

особыхъ біологическихъ процессовъ (о которыхъ рѣчь ниже), спускаются на поля орошенія и т. д. Въ концѣ концовъ воды, прошедшія черезъ эти системы, должны всетаки быть выпущены въ какой-либо естественный водоемъ (обычно въ рѣку). Поэтому и выходящая изъ очистителей вода и воды рѣки, въ которую она спускается, должны подвергаться періодическимъ изслѣдованіямъ, для выясненія, достаточно ли хорошо работаетъ очистительная система.

Для опредѣленія свойствъ воды прежде были въ ходу два метода—химическій и бактеріологическій. При несомнѣнныхъ своихъ достоинствахъ они однако имѣютъ и нѣкоторые недостатки въ примѣненіи къ оцѣнкѣ питьевыхъ и сточныхъ водъ и степени ихъ загрязненія.

Химическій анализъ является прекраснымъ средствомъ при минеральныхъ загрязненіяхъ. Если какая-либо фабрика спускаетъ различныя щелочи, кислоты или минеральныя соли,—изслѣдовать степень отравленія водъ дѣло химика. Совсѣмъ другая картина представляется при наиболѣе частомъ загрязненіи органическими, способными разлагаться и вызывать гніеніе веществами. При обычныхъ методахъ химическаго анализа воды на растворенныя органическія вещества мы узнаемъ только (и то приблизительно) валовое количество послѣднихъ; эти методы не указываютъ намъ, съ какимъ именно химическимъ соединеніемъ приходится имѣть дѣло. Знать это однако было бы крайне важно, такъ какъ, съ одной стороны, это могутъ быть органическія загрязненія, способныя къ крайне быстрому разложенію, а съ другой,—гуминовыя вещества, распадаю-

щіяся очень медленно, а потому и не вызывающія замѣтнаго загниванія воды. Кромѣ того, особенно у сточныхъ водъ, химическій составъ можетъ сильно колебаться, въ виду чего для оцѣнки воды необходимъ рядъ анализовъ, а не одиночное изслѣдованіе

Бактеріальный анализъ очень важенъ, особенно для питьевой воды. Онъ можетъ указать намъ присутствіе патогенныхъ бактерій, при его посредствѣ мы узнаемъ количество бактеріальныхъ зародышей въ опредѣленномъ объемѣ воды и, такимъ образомъ, можемъ составить себѣ представленіе о степени ея загрязненія. Кромѣ того, бактеріи, по сравненію съ химическими реактивами, являются болѣе чувствительнымъ реагентомъ на присутствіе органическихъ веществъ. Однако и въ бактеріальномъ методѣ есть недостатки. Цифры, показывающія количество бактерій въ опредѣленномъ объемѣ воды, мы должны считать только приблизительно передающими дѣйствительныя отношенія, такъ какъ рядъ бактерій (въ томъ числѣ и нѣкоторыя изъ характерныхъ для гніющихъ водъ) не растутъ на обычно примѣняемыхъ при соотвѣтствующихъ изслѣдованіяхъ питательныхъ средахъ. Кромѣ того, количество зародышей сильно колеблется за очень короткіе періоды, и потому даже при повторныхъ изслѣдованіяхъ иногда трудно притти къ опредѣленнымъ выводамъ. Мецъ приводитъ, какъ примѣръ, слѣдующія данныя для колодца мюнхенской дворцовой казармы:

1 іюля 1885 г.	600 зародышей на куб. сант.
8 » . » »	1200 » » » »
15 » » »	4000 » » » »

21 іюля 1885 г.	80	зародышей	на	куб.	сант.
29 » » »	10000	»	»	»	»
3 авг. » »	400	»	»	»	»

Какъ мы видимъ, на протяженіи всего недѣли минимальное количество бактерій смѣнилось максимальнымъ. При этомъ необходимо отмѣтить, что по нормамъ Микеля цифра 80 соотвѣтствуетъ «весьма чистой водѣ», а 10000 стоитъ уже на границѣ между «посредственной» и «нечистой».

Въ виду всего сказаннаго, широко поставленный біологическій анализъ воды является очень хорошимъ подспорьемъ къ химическому и бактеріологическому методу. Онъ принимаетъ во вниманіе кромѣ бактерій и всѣ остальные организмы, населяющіе изслѣдуемый водоемъ (поэтому намъ волей-неволей придется говорить не только о планктонныхъ формахъ, но и о нѣкоторыхъ другихъ). Многіе изъ нихъ оказываются очень чувствительными къ различнымъ типамъ и степенямъ загрязненія, благодаря чему представляется удобнымъ пользоваться ими въ качествѣ показателей псслѣдняго. Кромѣ сравнительной легкости опредѣленія, они имѣютъ передъ бактеріями то преимущество, что количества ихъ не подвержены такимъ быстрымъ колебаніямъ, и поэтому даже одиночное изслѣдованіе можетъ иногда дать выводы, болѣе опредѣленные, чѣмъ нѣсколько бактеріальныхъ анализовъ. Наконецъ, нѣкоторые изъ этихъ организмовъ въ извѣстныхъ условіяхъ образуютъ скопленія, распознаваемые простымъ глазомъ, почему даже при внѣшнемъ осмотрѣ водоема мы уже можемъ въ общихъ чертахъ предугадать результаты нашего изслѣдованія.

Для нашихъ цѣлей растительные организмы будутъ имѣть большее значеніе по сравненію съ животными, такъ какъ присутствіе растворенныхъ органическихъ веществъ отражается на ихъ біологіи непосредственно и болѣе рѣзко, чѣмъ на біологіи животныхъ.

Основываясь на фізіологіи питанія, мы можемъ дать извѣстную классификацію микроорганизмовъ въ зависимости отъ ихъ отношенія къ раствореннымъ въ водѣ веществамъ. Прежде всего мы можемъ раздѣлить ихъ на двѣ группы: «к а т а р о б і о н т о в ъ»—обитателей безусловно чистой воды—и «с а п р о б і о н т о в ъ», живущихъ въ сточныхъ и вообще загрязненныхъ водахъ. Катаробіонты, къ которымъ принадлежитъ значительная часть планктонныхъ организмовъ, широко распространены въ чистыхъ водоемахъ. Растительные представители этой группы относятся, конечно, къ «автотрофамъ» (смотри выше главу о питаніи планктона), такъ какъ въ чистой водѣ органическія вещества, какъ источникъ питанія, исключены.

Сапробіонты въ свою очередь могутъ быть раздѣлены на нѣсколько группъ:

а) Полисапробіонты. Организмы, живущіе главнымъ образомъ въ сточныхъ водахъ и требующіе высокихъ степеней загрязненія. Для нихъ необходимы воды, въ которыхъ растворены продукты органическаго распада со сложными молекулами (вещества бѣлковаго характера, углеводы); многіе изъ нихъ могутъ обходиться безъ свободнаго кислорода, присутствіе сѣроводорода этимъ формамъ обычно не вредитъ. Такимъ образомъ по фізіологіи своего питанія они будутъ относиться къ «гетеротрофамъ».

Количество развивающихся особей по большей части очень велико, но общая картина жизни обитаемых ими водъ обыкновенно чрезвычайно монотонна. Сюда относятся многіе организмы, принадлежащіе къ группѣ грибовъ (*Leptomitius lacteus*, *Sphaerotilus natans*), бактеріи и извѣстныя безцвѣтныя жгутиконосныя (*Bodo*, *Monas*, *Oikomonas*, *Polytoma*); подробнѣе о нѣкоторыхъ изъ нихъ придется говорить ниже.

б) Мезосапробіонты. Эта группа подраздѣлена еще на два отдѣла:

α — мезосапробіонты. Хотя относящіеся сюда организмы и избѣгаютъ столь сильно загрязненныхъ водъ, въ которыхъ нуждаются представители предыдущей группы, но всетаки требуютъ довольно большого количества сложныхъ органическихъ соединеній (гликоколь, аспарагинъ).

β — мезосапробіонты. Обитаютъ въ водахъ, въ которыхъ сложныя органическія вещества подверглись уже въ значительной степени минерализаціи. Такой характеръ обычно имѣютъ воды, выходящія съ полей орошенія.

Къ мезосапробіонтамъ, кромѣ гетеротрофныхъ растений, относятся также и нѣкоторыя «амфитрофныя» и «миксотрофныя» формы, могущія усваивать углеродъ и въ видѣ углекислоты. Поэтому среди нихъ есть виды, обладающіе окрашенными хроматофорами, какъ-то: различные представители *Euglena*, *Oscillatoria* и т. п.

с) Олигосапробіонты. Обитаютъ въ водахъ сравнительно чистыхъ съ самаго начала или въ такихъ, въ которыхъ процессъ минерализаціи уже

почти законченъ и содержаніе органическихъ веществъ не болѣе одного миллиграмма на литръ. Олигосапробіонты характерны для водъ «естественнаго загрязненія», такъ, напримѣръ, для болотистыхъ водоемовъ, прудовъ и т. п. Въ эту группу, кромѣ немногихъ гетеротрофовъ, входятъ главнымъ образомъ амфи и миксотрофы. Поэтому окрашенные растительныя формы уже преобладаютъ, здѣсь много *Scenedesmus*, различныхъ нитчатокъ, десмидіевыхъ водорослей, синезеленыхъ и діатомей.

Послѣ распредѣленія водныхъ организмовъ по указаннымъ группамъ останется еще рядъ формъ, которыя принадлежатъ къ автотрофамъ, т.-е. не нуждаются для своего питанія въ загрязняющихъ воду веществахъ, но въ то же время относятся къ нимъ довольно безразлично и могутъ переносить значительную ихъ концентрацію. Скориковъ и Болохонцевъ предлагаютъ для этой группы названіе «а л ь г о б і о н т о в ь».

Не надо однако думать, что нахожденіе отдѣльныхъ представителей той или иной группы въ какомъ-либо водоемѣ позволяетъ намъ сдѣлать опредѣленный выводъ о степени его загрязненія. Только по отношенію къ питьевой водѣ мы можемъ давать опредѣленные практическія заключенія по нахожденію отдѣльныхъ экземпляровъ патогенныхъ организмовъ. Вообще же одиночныя нахожденія не имѣютъ особаго значенія. Организмъ можетъ быть случайно занесенъ въ водоемъ; онъ можетъ, наконецъ, происходить изъ какого-нибудь небольшого, мѣстнаго загрязненія, на всемъ водоемѣ не отражающагося. Выводы мы имѣемъ право дѣлать только на основаніи ознакомленія со

всѣмъ комплексомъ организмовъ, населяющихъ изслѣдуемый водоемъ, обращая особенное вниманіе на массовое развитіе отдѣльныхъ формъ. При тщательномъ изученіи мы почти въ каждомъ водоемѣ найдемъ

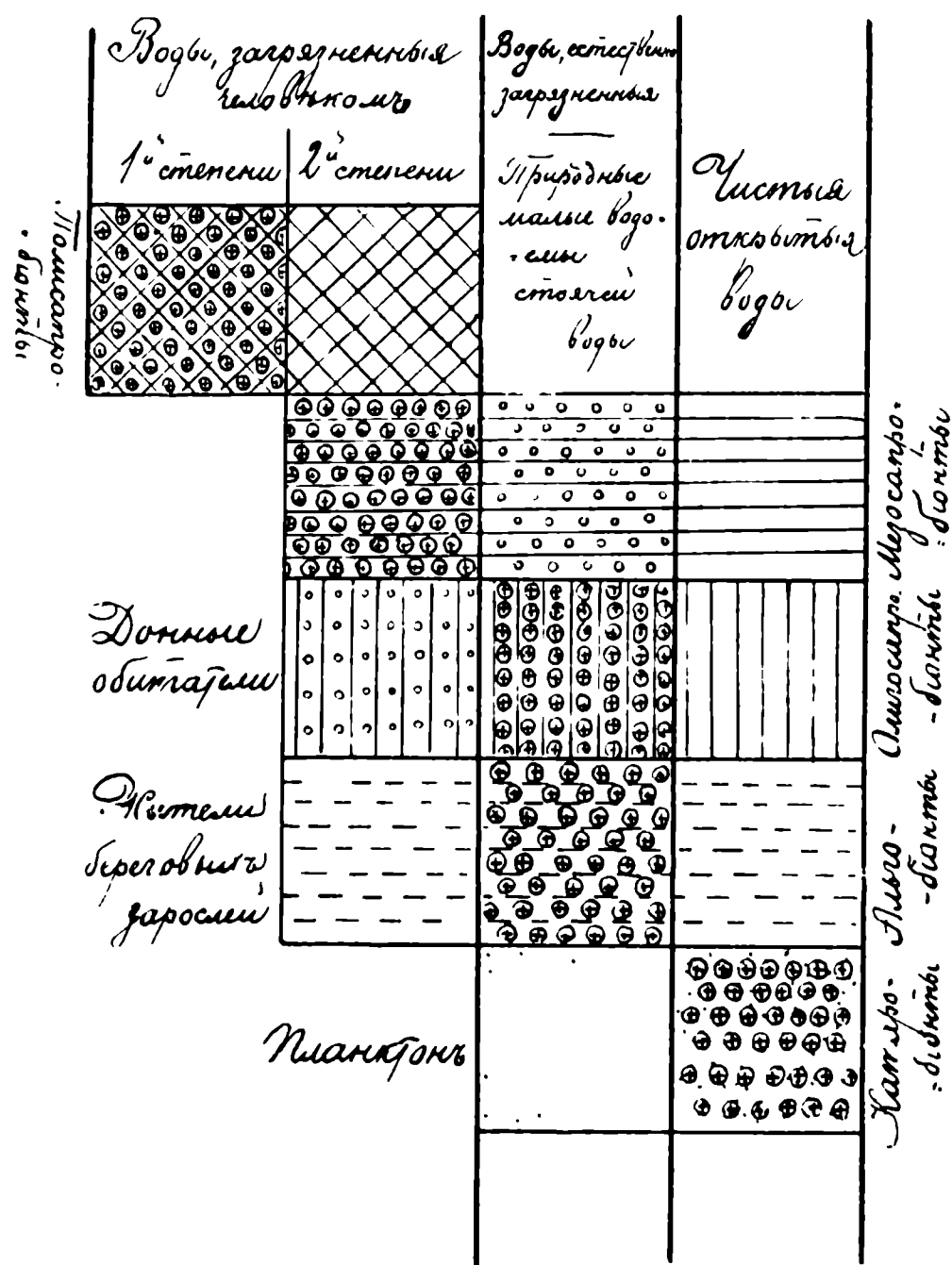


Рис. 108. Біологическая классификація организмовъ для санитарной оцѣнки воды. (По Скоринову).

Количество организмовъ того или иного типа обозначается большей или меньшей густотой рисунка, покрывающаго со- отвѣтствующій квадратъ.

представителей всѣхъ указанныхъ выше біологическихъ группъ; рѣшающее значеніе будутъ имѣть ихъ количественныя отношенія. Изслѣдователи Ладож-

скаго озера (съ точки зрѣнія пригодности его водъ для водоснабженія Петербурга) Скориновъ и Болохонцевъ даютъ таблицу распредѣленія представителей отдѣльныхъ біологическихъ группъ въ водоемахъ различнаго типа (рис. 108).

Изъ этой таблицы мы видимъ, какъ постепенно, по мѣрѣ перехода къ менѣе загрязненнымъ водамъ, организмы высокой степени сапробности уступаютъ мѣсто существамъ, все менѣе и менѣе нуждающимся въ загрязненіи воды.

Въ чистыхъ водоемахъ планктонъ въ главной массѣ своей состоитъ, конечно, изъ катаробіонтовъ, но при загрязненіи сейчасъ же выступаетъ на сцену новый комплексъ сапробныхъ организмовъ. Жизнедѣятельность послѣднихъ приводитъ къ тому, что растворенныя органическія вещества переходятъ въ составъ ихъ тѣла, изъ котораго выходятъ уже въ минерализованномъ видѣ. Сами сапробіонты могутъ пойти на пищу другимъ организмамъ; такимъ образомъ, путемъ цѣлаго ряда послѣдовательныхъ біологическихъ процессовъ, всѣ загрязняющія вещества будутъ минерализованы, и водоемъ очистится, если притокъ испорченныхъ водъ прекратится. Процессу самоочищенія содѣйствуютъ и чисто химическія явленія окисленія, особенно хорошо идущія въ текучихъ водахъ; свѣтъ солнца также ему способствуетъ.

Такимъ образомъ сапробные организмы являются, съ одной стороны, показателями степени загрязненія водоема, а съ другой, принимаютъ дѣятельное участіе въ его самоочищеніи. Чтобы прослѣдить ходъ послѣдняго и въ то же время познакомиться съ ролью отдѣльныхъ организмовъ, мы прослѣдимъ исторію

загрязненія и очищенія Москвы-рѣки подѣ Москвою, какъ этотъ процессъ представленъ въ работѣ Я. Никитинскаго, произведенной въ осенній періодъ 1907 года.

Выше города Москва-рѣка несетъ только небольшіе слѣды загрязненія, выражающіеся въ развитіи на днѣ нѣкоторыхъ діатомей—*Cymbella*, *Gomphonema*. Планктонъ представляется типичнымъ для рѣкъ вообще. Полисапробныхъ организмовъ нѣтъ или почти нѣтъ. Небольшія мѣстныя загрязненія отмѣчены присутствіемъ *Oscillatoria Froelichii*, наиболѣе характерной изъ всѣхъ *Oscillatoria* для загрязненныхъ водъ. При вступленіи въ районъ Москвы картина измѣняется. Уже у Дорогомилова моста мы находимъ рѣзко выраженное загрязненіе,—пока только береговой зоны. Однако и въ планктонѣ, собранномъ на срединѣ рѣки, кромѣ обычныхъ его представителей, мы встрѣчаемъ рядъ полисапробныхъ организмовъ. Послѣдніе развиваются собственно на днѣ и на погруженныхъ въ воду предметахъ, но движенія воды отрываютъ ихъ отъ субстрата, и они входятъ въ составъ планктона, какъ постоянный элементъ. Таковы: *Oscillatoria Froelichii*, грибокъ *Sphaerotilus natans*, сѣро-бактеріи *Beggiatoa*¹⁾. Въ мѣстахъ своего естественнаго развитія—на днѣ, а особенно въ береговой зонѣ, эта флора достигаетъ гораздо болѣе пышнаго роста, чѣмъ въ планктонѣ. Здѣсь мы встрѣчаемъ сплошныя налеты *Sphaerotilus natans* (рис. 109), различныхъ плѣсневыхъ грибковъ, той же *Oscillatoria* и т. п. На «быкѣ» Бородинскаго моста такихъ нале-

¹⁾ Указываютъ на развитіе сѣроводорода при процессахъ разложенія.

товъ не найдено, что показываетъ сравнительную чистоту срединной полосы рѣки.



Рис. 109. Хлопья *Sphaerotilus natans* Kg., съ небольшою примѣсью Мисор. (Москва-рѣка, выше Бородинскаго моста). (По Никитинскому).

Приглядываясь внимательнѣе къ обнаруженному въ рассматриваемомъ районѣ комплексу сапробныхъ организмовъ, мы замѣчаемъ слѣдующую характерную черту. Изъ числа обычныхъ полисапробіонтовъ представлены далеко не всѣ, а только опредѣленная біологическая группа. Всѣ формы, развившіяся въ болѣе или менѣе значительномъ количествѣ, принадлежатъ къ настоящимъ сапрофитамъ, питающимся растворенными органическими веществами¹⁾. Наобо-

ротъ, очень слабо представлена вторая группа сапро-

¹⁾ Какъ характерный показательный организмъ группы растительныхъ сапрофитовъ надо упомянуть еще грибокъ *Leptomitus*.

біонтовъ, состоящая изъ животныхъ организмовъ, также обитающихъ въ очень загрязненныхъ водахъ, но питающаяся не растворенными веществами, а мельчайшими взвѣшенными въ водѣ частицами (особенно бактеріями) или же отложенными на днѣ составными частями ила. Все это показываетъ, что мы имѣемъ дѣло со свѣжимъ загрязненіемъ рѣки различными органическими веществами.

На дальнѣйшемъ пути рѣка загрязняется все сильнѣе; показатели загрязненія распространяются по всему ея руслу. Сплошныя пленки *Oscillatoria* покрываютъ собою дно; газы, развивающіеся въ этихъ пленкахъ, отрываютъ частицы ихъ, и онѣ плаваютъ на поверхности въ видѣ лепешекъ. Наконецъ, наравнѣ съ показателями загрязненія растворенными веществами, появляются представители второй группы сапробіонтовъ, указывающіе на сильное развитіе бактеріальнаго населенія рѣки. Изъ числа послѣднихъ на первомъ планѣ стоятъ сидячія инфузоріи, хотя многочисленны и свободно-плавающія формы (напримѣръ, различныя *Paramecium*). Развивается большое количество *Epistylis*, но главное мѣсто принадлежитъ характерному для загрязненныхъ водъ представителю рода *Carchesium*—*Carch. Lachmanni*. (Здѣсь же надо упомянуть амебъ и ползающихъ по дну коловратокъ—*Bdelloida*, пожирающихъ частицы ила). Такимъ образомъ мы видимъ, что въ этомъ районѣ біологическая переработка внесенныхъ въ рѣку загрязняющихъ веществъ уже на полномъ ходу. Часть ихъ успѣла войти въ составъ тѣла бактерій, а послѣднія, въ свою очередь, начинаютъ поѣдаться инфузоріями. Дѣятельность инфузорій очень интенсивна; это по-

казали опыты Никитинскаго, при которыхъ одноклѣточная особь *Carchesium* истребляла въ часъ до 30,000 бактерій. Налеты же, образуемые этой сувойкой, достигаютъ очень большихъ размѣровъ (рис. 110).

Однако въ чертѣ города въ рѣку продолжаютъ поступать все новыя загрязняющія вещества; поэтому ха-

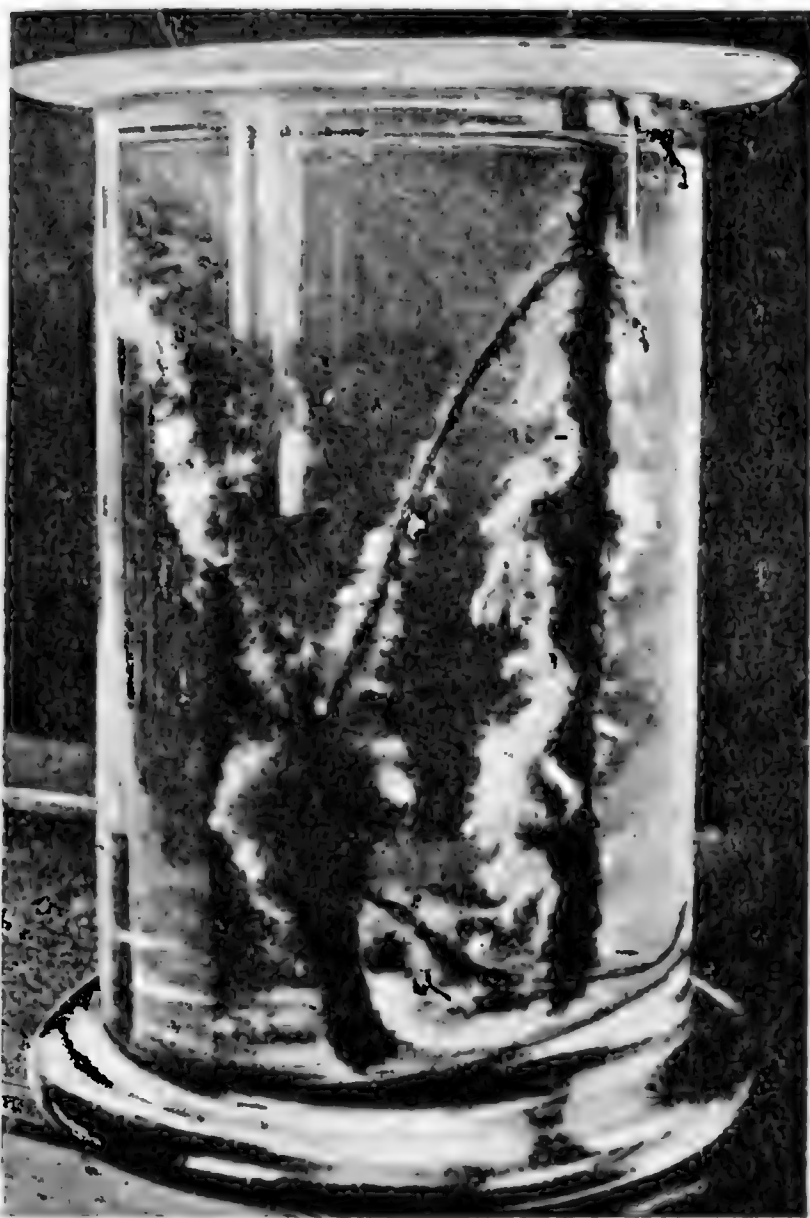


Рис. 110. Живые налеты *Carchesium lachmanni* на попавшихъ въ воду вѣтвяхъ. (По Никитинскому).

актерные представители сапробионтовъ, питающихся растворенными органическими соединениями, все время налицо въ большомъ количествѣ.

Соотвѣтственно усиленію загрязненія изъ состава флоры и фауны рѣки начинаютъ выпадать (или, по крайней мѣрѣ, значительно сокращаться въ числѣ) формы, не могущія переносить такой высокой концентрации загрязняющихъ веществъ.

Таковы, на примѣръ, многія діатомеи и другія планктонныя водоросли, планктонныя коловратки и т. д.

Впаденіе рѣки Яузы еще сильнѣе повышаетъ антисанитарное состояніе Москвы-рѣки. Сама Яуза со-

держитъ почти исключительно полисапробные организмы, но не въ такихъ громадныхъ количествахъ, какъ этого можно было бы ожидать по содержанію въ ней всевозможныхъ отбросовъ. Авторъ объясняетъ это черезчуръ высокой концентраціей стоковъ фабричнаго характера, благодаря чему вода принимаетъ ядовитыя свойства, такъ что даже изъ числа полисапробіонтовъ могутъ развиваться только немногіе виды, обладающіе особенной выносливостью.

Зато, когда воды Яузы изливаются въ Москву-рѣку и смѣшиваются съ водами послѣдней, получается, если можно такъ выразиться, питательная среда, чрезвычайно способствующая развитію всевозможныхъ полисапробіонтовъ. Надо отмѣтить, что это новое загрязненіе на большомъ протяженіи выражено особенно рѣзко съ лѣваго берега (съ котораго впадаетъ Яуза).

Максимальнаго загрязненія рѣка достигаетъ при своемъ выходѣ изъ города въ районѣ Симонова монастыря. На днѣ отложены массы липкаго, вонючаго ила, который покрытъ толстой пленкой, образованной различными растительными организмами. Между послѣдними наиболѣе важную роль играютъ сѣробактеріи, указывающія на интенсивность гнилостныхъ процессовъ.

Начиная съ этого пункта, новыя загрязняющія вещества не поступаютъ въ сколько-нибудь значительныхъ количествахъ, и процессы самоочищенія рѣки начинаютъ брать верхъ. Послѣднее выражается въ томъ, что подѣ Перервой (нѣсколько верстъ ниже Москвы) количество *Sphaerotilus* и вообще организмовъ, живущихъ на счетъ растворенныхъ органическихъ веществъ, падаетъ чрезвычайно сильно. Но на почвѣ

предшествующаго загрязненія развивается громадное количество бактерій,—соотвѣтственно этому *Carch. Lachmanni* сплошнымъ бѣлымъ ковромъ покрываетъ всѣ погруженные въ воду предметы. Ниже Перервы и *Carchesium* начинаетъ постепенно уменьшаться въ числѣ, такъ какъ, вслѣдствіе энергичныхъ процессовъ минерализаціи¹⁾, рѣка постепенно очищается и сложныя органическія вещества распадаются до простыхъ неорганическихъ соединений. Далѣе самоочищеніе рѣки идетъ быстрыми шагами, на разстояніи 30—40 верстъ отъ Москвы оно почти заканчивается, и жизнь рѣки вновь принимаетъ нормальный характеръ.

Описанная картина относится къ осеннему періоду. Въ теченіе года населеніе загрязненныхъ водъ, конечно, измѣняется, что должны имѣть въ виду лица, изучающія степень загрязненія водоема. По указанію Меца, зимою мы встрѣчаемся обычно съ особенно сильнымъ развитіемъ грибной флоры (*Leptomitius* и *Sphaerotilus*). Въ лѣтнее время количество грибковъ, по словамъ этого автора, сильно сокращается, почему картина жизни загрязненнаго водоема не столь характерна. Впрочемъ, и лѣтомъ показательныхъ организмовъ достаточно: богато развиваются пленки *Oscillatoria* и различныя инфузоріи.

Въ заключеніе надо упомянуть, что при біологической очисткѣ сточныхъ водъ происходятъ совершенно такіе же процессы минерализаціи органическихъ веществъ, причемъ они совершаются при содѣйствіи тѣхъ же самыхъ организмовъ, съ которыми мы имѣли дѣло при самоочищеніи рѣкъ.

¹⁾ Обусловливаемыхъ, кромѣ дѣятельности организмовъ, еще и окислительными явленіями.

ХІІІ.

ЗНАЧЕНІЕ ПЛАНКТОНА ВЪ ХОЗЯЙСТВѢ ЧЕЛОВѢКА.

Главное значеніе планктона заключается въ томъ, что онъ является источникомъ питанія для водныхъ организмовъ, въ томъ числѣ и для рыбъ. Въ послѣднее время на эту сторону вопроса обращено особенное вниманіе, такъ какъ раціональное рыбоводство на Западѣ и въ Сѣверной Америкѣ развилось чрезвычайно сильно. Съ этой точки зрѣнія положительное значеніе планктона очень серьезно; однако всякая медаль имѣетъ свою обратную сторону. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ намъ приходится сталкиваться съ вызываемыми планктонными организмами неблагоприятными явленіями въ жизни водоема; послѣднія впрочемъ настолько рѣдки, что являются скорѣе исключеніями.

Случаи, въ которыхъ планктонные организмы могутъ приносить вредъ.

Случаи такого рода чаще всего происходятъ, когда тотъ или иной организмъ достигаетъ массоваго развитія, особенно если за послѣднимъ слѣдуетъ быстрое отмираніе. Первымъ наблюдателемъ подобнаго явле-

нія приходится признать Моисея, который повѣствуетъ, какъ вода Нила «превратилась въ кровь» ¹⁾ и рыбы въ этой рѣкѣ погибли. И въ настоящее время «заморы» часто сопровождаютъ такое интенсивное размноженіе представителей фитопланктона.

Конъ описываетъ интересный случай, имѣвшій мѣсто въ одномъ озерѣ, вода изъ котораго (обычно чистая и прозрачная) употреблялась для питья и приготовленія пищи. Неожиданно въ концѣ осени выходящая изъ озера (по особому стоку) вода оказалась мутной, окрашенной въ интенсивно синій цвѣтъ и непригодной для питья; рыба въ садкахъ начала гибнуть. У береговъ отложилась слизь, и гніющіе остатки стали распространять отвратительный запахъ. Черезъ четыре дня явленіе исчезло. Возникло оно благодаря массовому развитію *Anabaena circinalis*, послѣ внезапной гибели которой ея пигментъ — фикоціанъ — растворился въ водѣ.

Вредное вліяніе цвѣтенія обусловливается тѣмъ, что послѣ массоваго отмиранія организмовъ процессы ихъ разложенія, съ одной стороны, лишаютъ воду кислорода, а съ другой, повышаютъ въ ней содержаніе углекислоты и различныхъ ядовитыхъ продуктовъ органическаго распада, какъ, напримѣръ, амміака и сѣроводорода. Большую роль въ этихъ процессахъ играютъ гнилостныя бактеріи, для которыхъ слизь отмершихъ синезеленыхъ водорослей представляетъ отличную питательную среду.

¹⁾ Мы уже упоминали рядъ организмовъ, придающихъ своимъ массовымъ развитіемъ красную окраску водоемамъ. И нынѣ по временамъ (въ началѣ іюня) въ Нилѣ наблюдается рѣзко выраженное зеленое цвѣтеніе («зеленый Ниль»), порождающее крайне непріятный запахъ воды.

Не однажды наблюдалось, что гибель *Clathrocystis* вызывала моръ рыбы; особенно часто въ тѣхъ случаяхъ, когда водоемъ былъ спокоенъ и волненіе не освѣжало воды и не обогащало ея кислородомъ, на мѣсто поглощеннаго процессами гніенія.

Иногда дѣло ограничивается только неприятнымъ запахомъ, приобрѣтаемымъ водою. Послѣдній возникаетъ не исключительно благодаря явленіямъ гніенія, но также благодаря капелькамъ масла, освобождающимся изъ разрушенныхъ клѣтокъ водорослей или простѣйшихъ. Не разъ отмѣчали «запахъ тресковаго жира», сообщаемый водѣ жгутиконоснымъ *Uroglena*, и не только при отмираніи его, но и при механическомъ разрушеніи колоній, если онѣ, на примѣръ, попадали въ достаточномъ количествѣ въ воду, всасываемую насосомъ.

Водопроводы могутъ страдать отъ представителей планктона и еще въ одномъ отношеніи. При извѣстныхъ недостаткахъ системы фильтровъ въ трубы могутъ попадать свободно плавающія личинки нѣкоторыхъ сидячихъ организмовъ, какъ, на примѣръ, велигеры *Dreissensia polymorpha*. Затѣмъ онѣ могутъ прикрѣпиться внутри трубъ, гдѣ—либо на ихъ протяженіи, и тамъ (въ случаѣ, если вода несетъ достаточное количество питательныхъ веществъ) подвергнуться дальнѣйшимъ превращеніямъ. Именно *Dreissensia*, появившись въ Вислѣ, проникла въ Варшавскій водопроводъ и, развившись до взрослага состоянія, вызвала его закупорку.

Замѣтный вредъ для рыбнаго дѣла принесло неожиданное массовое развитіе въ Цюрихскомъ озерѣ *Oscillatoria rubescens*. Опускаясь на дно, эта форма

мѣстами покрыла его цѣлымъ слоемъ, который сплошнымъ покровомъ окуталъ отложенную тамъ же рыбью икру. Въ результатѣ, послѣдняя или вовсе не выводилась, или же выклюнувшіеся мальки гибли отъ закупориванія жабръ этой водорослью. Наиболѣе пострадала щука, такъ какъ время ея икрометанія совпало съ періодомъ максимальнаго развитія *Oscillatoria*.

П л а н к т о н ъ, к а к ъ и с т о ч н и к ъ п и т а н і я д л я д р у г и х ъ о р г а н и з м о в ъ.

По содержанію питательныхъ веществъ планктонные организмы не уступаютъ многимъ другимъ хорошимъ источникамъ питанія, что съ достаточной ясностью видно изъ слѣдующихъ анализовъ (заимствуемыхъ нами изъ сводки Штейера):

На одинъ граммъ сухого вещества *Copepoda* приходится:

Бѣлка	59,0%
Хитина	4,7%
Жировыхъ веществъ	7,0%
Углеводовъ	20,0%
Золы	9,3%

Для отдѣльныхъ представителей *Cladocera* получены слѣдующія цифры:

	<i>Sida.</i>	<i>Bosmina.</i>
Бѣлковъ	57,3%	72,4%
Жировъ	7,6%	8,2%
Золы	21,5%	17,4%

Какъ мы видимъ, животный планктонъ является

хорошимъ источникомъ бѣлковаго питанія, такъ какъ по содержанію бѣлка даже превышаетъ многія пищевыя вещества. Такъ, напримѣръ, сухое мясо сельди содержитъ всего около 56,5% бѣлковъ.

Растительный планктонъ представляется, конечно, какъ и растительная пища вообще, менѣе питательнымъ по сравненію съ животнымъ. У того же Штейера мы находимъ слѣдующій анализъ сухого вещества для перидиніевыхъ водорослей:

Бѣлокъ	13,0 %
Жиръ	1,3 %
Безазотистыя экстрактивныя вещества	39,0 %
Клѣтчатка	41,5%
Зола .	5,2%

Результаты этого анализа довольно близки къ анализу хорошихъ сортовъ сѣна:

Бѣлокъ	13,6%
Жиръ.	3,2%
Безазотистыя экстрактивныя вещества	48,2%
Клѣтчатка	26,8%
Зола	5,8%

Діатомовый планктонъ очень богатъ кремнеземомъ, количество котораго иногда превышаетъ 50%, однако, если сдѣлать перечисленіе на беззольное вещество, то результаты можно признать благопріятными. Особенно характерно богатство діатомей жировыми веществами.

Болѣе высокая питательность животного планктона и преобладаніе его въ зимнее время надъ растительнымъ подали поводъ А. Лебединцеву къ слѣдующимъ

соображеніямъ. Зимняя пора представляется менѣе благопріятной для рыбъ, питающихся планктономъ, вслѣдствіе бѣдности послѣдняго въ этотъ періодъ. Но въ преобладаніи животныхъ формъ заключается извѣстная компенсація, такъ какъ, хотя количество заглатываемой пищи оказывается меньше, но питательность и усвояемость ея значительно выше по сравненію съ лѣтней.

Нѣкоторые изслѣдователи пробовали поднять вопросъ объ утилизаціи планктона, какъ источника питательныхъ веществъ и для человѣка. По отношенію къ морскому планктону даже ставились извѣстные опыты. Не говоря уже о нѣкоторыхъ крупныхъ съѣдобныхъ его представителяхъ, пробовали, не пригодны ли для употребленія въ пищу и болѣе мелкіе. Наибольшія надежды въ этомъ отношеніи, какъ кажется, подають Сорерода, изъ которыхъ князь Альбертъ Монаксій приготавливалъ недурные «планктонные паштеты». Этотъ авторъ, а также и нѣкоторые другіе (Нансенъ), рекомендуютъ лицамъ, потерпѣвшимъ крушеніе въ открытомъ морѣ, имѣть въ виду планктонъ, какъ источникъ питанія.

Цунцъ и Кронгеймъ указываютъ еще на одну важную роль поѣдаемаго рыбами планктона. Ихъ опыты по извлеченію изъ планктона ферментовъ показали присутствіе въ кишечномъ сокѣ планктонныхъ организмовъ пищеварительныхъ ферментовъ всѣхъ трехъ основныхъ типовъ: діастатическаго, пепсическаго и фермента, растворяющаго жиры. При этомъ количества ферментовъ были довольно значительны. Отсюда эти авторы сдѣлали выводъ, что катарральное состояніе кишечника, наблюдаемое у содержимыхъ исключи-

тельно на искусственномъ кормѣ рыбъ, является результатомъ недостатка ферментовъ, которыхъ организмъ самихъ рыбъ выдѣляетъ мало. Поѣданіе планктона, по мнѣнію указанныхъ изслѣдователей, пополняетъ этотъ недостатокъ. Полусерьезно тѣ же соображенія переносятся и на человека, которому, можетъ быть, пріятнѣе получать ферменты вмѣстѣ съ планктономъ, чѣмъ «принимать сокъ собачьяго желудка». И въ будущемъ появятся, быть можетъ, мечтаютъ увлекающіеся изслѣдователи, планктонъ - курорты гдѣ-нибудь на Шпицбергенѣ, гдѣ главнымъ лекарственнымъ средствомъ будетъ служить потребление въ той или иной формѣ планктона.

Кромѣ процентныхъ отношеній питательныхъ веществъ въ планктонѣ, для практическихъ цѣлей важна, конечно, и общая продуктивность водоема. Послѣдняя зависитъ отъ цѣлаго ряда факторовъ; напомнимъ значеніе высоты слоя скачка, ширины береговой зоны, количества растворенной извести, угольной кислоты, органическихъ веществъ и т. д., и т. д.

Необходимо помнить также значеніе изложеннаго выше закона минимума, по которому развитіе планктона ограничивается количествомъ тѣхъ изъ потребныхъ для его питанія веществъ, содержаніе которыхъ въ водоемѣ относительно наименьшее.

Если мы отбросимъ сравнительно немногіе стоячіе водоемы, продуктивность которыхъ по тѣмъ или инымъ причинамъ ничтожна, то увидимъ, что въ общемъ на опредѣленное пространство свободной поверхности воды за годъ образуется очень значительное количество органическаго вещества (принимая во вниманіе и жизнь донной зоны). Это количество

въ большинствѣ случаевъ близко къ производительности различныхъ сельскихъ угодій.

Попытки опредѣленія общей массы планктона въ разныхъ прѣсноводныхъ водоемахъ приводятъ къ очень внушительнымъ цифрамъ. Лебединцевъ нѣсколько разъ въ теченіе зимы вычислялъ это количество для Пестовскаго озера (поверхностью около 160 десятинъ), причемъ оказалось, что въ среднемъ оно содержало 111,2 пуда планктона. Однако въ нѣкоторые дни содержаніе планктона повышалось почти вчетверо противъ этой средней цифры, что вполне понятно, если принять въ соображеніе скорость размноженія многихъ планктонныхъ организмовъ. Для лѣтняго времени соотвѣтствующія величины должны быть значительно выше. Учитывая при этомъ то обстоятельство, что жизнь представителей планктона коротка и они быстро смѣняются другъ друга, мы уяснимъ себѣ, что общая сумма годовой производительности планктона должна быть очень высока.

Для рѣки Иллинойса Кофойдъ опредѣляетъ годовую производительность планктона въ 67,750 кубическихъ метровъ. Интересны также вычисленія Шрётера для Цюрихскаго озера, относящіяся къ 12 мая 1896 года. Для перевозки высушеннаго планктона потребовался бы товарный поѣздъ съ семью вагонами. Планктонъ въ это время состоялъ главнымъ образомъ изъ діатомей; кремнеземъ, образующій ихъ оболочки, составилъ бы кварцевую глыбу съ поперечникомъ въ 2,25 метра.

П л а н к т о н ъ и р ы б н о е д ѣ л о .

По вопросу о значеніи планктона, какъ пищи рыбъ, было много споровъ. Въ концѣ концовъ, оказалось

невозможнымъ отрицать его важность для формъ, ведущихъ планктонный образъ жизни, а также для молодежи тѣхъ видовъ, кѣторые, выключувшись изъ икры, первое время живутъ въ открытыхъ водахъ, а потомъ уже мѣняють свое мѣсто обитанія. Что же касается остальныхъ рыбъ, то по отношенію къ нимъ есть еще много спорнаго. Очень популярная въ настоящее время школа Шименца старается свести для нихъ значеніе планктона на нѣтъ, предполагая, что для этихъ рыбъ единственнымъ существеннымъ источникомъ питанія является міръ организмовъ береговой и донной зоны. Мы увидимъ однако, что многія рыбы такого типа всетаки въ большей или меньшей степени пользуются планктономъ въ качествѣ пищи.

Основными способами питанія для рыбы являются слѣдующіе:

В о з д у ш н о е п и т а н і е. (Напримѣръ, питаніе форелей, которыя часто въ большомъ количествѣ захватываютъ порхающихъ надъ водой и ползающихъ по прибрежнымъ травамъ насѣкомыхъ).

П л а н к т о н н о е п и т а н і е.

Д о н н о е п и т а н і е.

Б е р е г о в о е п и т а н і е.

Нѣкоторыя рыбы, не принадлежащія къ числу питающихся спеціально планктономъ, пользуются однако имъ, какъ добавочнымъ питаніемъ. Такъ, напримѣръ, карпъ, по мнѣнію Вальтера, обладаетъ способностью утилизировать самыя разнообразныя питательныя вещества. Его «жаберный фильтръ» (при посредствѣ котораго вообще улавливается планктонъ) устроенъ очень совершенно, и планктонъ, несомнѣнно,

имъ задерживается. Хоботообразное строение рта позволяет съ успѣхомъ добывать пищу изъ ила, а въ береговой зонѣ карпы поѣдаютъ, кромѣ различныхъ животныхъ организмовъ, также листья и другія части различныхъ водныхъ растеній.

Пищу рыбъ, согласно Шименцу, мы можемъ раздѣлить слѣдующимъ образомъ:

1) О с н о в н а я п и щ а. Тѣ сорта пищевыхъ веществъ, которые данный видъ рыбы предпочитаетъ и которыми обыкновенно питается.

2) С л у ч а й н а я п и щ а — поѣдается рыбою попутно, при подходящемъ случаѣ.

3) П и щ а, п о ѣ д а е м а я т о л ь к о п р и н у ж д ѣ, когда нѣтъ ничего болѣе подходящаго.

Для насъ, конечно, наиболее важны тѣ случаи, когда планктонъ представляетъ собою основную пищу рыбы въ теченіе всей или, по крайней мѣрѣ, части ея жизни.

Русскій изслѣдователь Арнольдъ, спеціально работавшій надъ вопросомъ о значеніи планктона, какъ источника питанія для рыбнаго населенія водоемовъ, подраздѣляетъ послѣднее на слѣдующія біологическія группы:

а) Рыбы пелагическія — постоянные потребители планктона.

б) Временно потребляющія планктонъ рыбы.

в) Рыбы береговой и донной зоны. Если представители этой группы и потребляютъ микроорганизмы, то главнымъ образомъ изъ числа обитателей береговой и донной зоны. Это хорошо видно на содержимомъ кишечника щиповки (*Cobitis taenia*), который при вскрытіи, произведенномъ Арнольдомъ, оказался на-

бить различными ракообразными изъ семейства Lynceidae (рис. 111).

Остановимся на представителяхъ первой группы, для которыхъ планктонъ всю жизнь составляетъ основную пищу. Сюда относятся многія рыбы, имѣющія большое промысловое значеніе, какъ, на примѣръ, сѣтокъ (*Osmerus eperlanus*), столь распространенный въ озерахъ сѣверной половины Россіи, ряпушка или

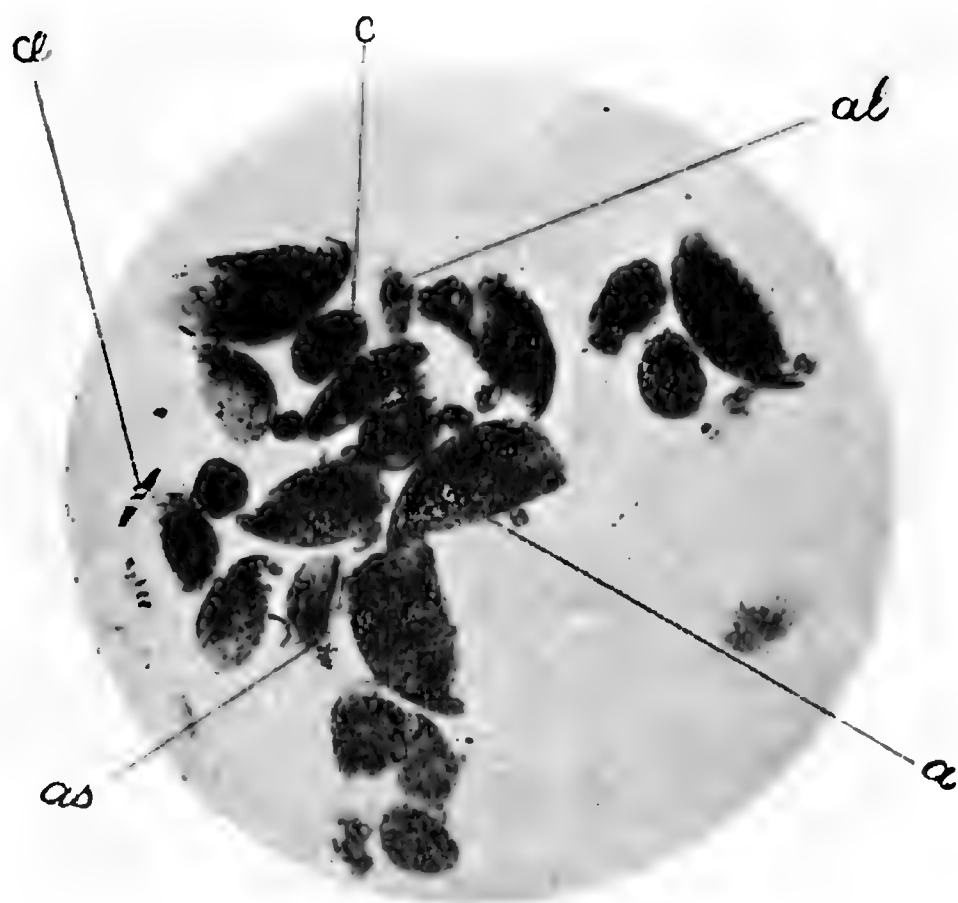


Рис. 111. Содержимое кишечника шиповки изъ Пестовскаго озера. Обозначенія: al—*Acroporus leucocerphalus*, as—*Alona sanguinea*, a—*Alona* sp. c—*Cypris* sp. (По Арнольду).

селява (*Coregonus albula*), а также рядъ другихъ представителей рода *Coregonus* (между прочимъ, сюда принадлежит такъ называемый проходной сигъ—*Coregonus lavaretus*). Слѣдуетъ, наконецъ, здѣсь же упомянуть маловажную для рыбопромышленника уклейку (*Alburnus lucidus*). Поѣдая планктонъ, эти

рыбы не только механически заглатываютъ его, но выбираютъ и разыскиваютъ наиболѣе подходящіе для нихъ организмы. Въ нѣкоторыхъ водоемахъ Норвегіи наблюдалось, что *Salmo alpinus*, также питающаяся планктономъ, собиралась въ извѣстныхъ пунктахъ цѣлыми стадами. Изслѣдованіе, предпринятое для выясненія этого явленія, показало, что въ мѣстахъ скопленія *Salmo* находились такія же массовыя скопленія планктоннаго ракообразнаго *Bosmina obtusirostris*. Въ другихъ мѣстахъ того же водоема планктонная сѣтка приносила ничтожное количество *Bosmina*, соотвѣтственно этому здѣсь отсутствовала и *Salmo alpinus*.

Насколько хорошо рыбы умѣютъ выискивать необходимые для нихъ организмы планктона показываетъ наблюденіе Фрича надъ ряпушкой одного изъ озеръ Богеміи. Въ кишечникѣ одной особи онъ нашелъ около 3000 экземпляровъ планктоннаго рачка *Holopedium gibberum*, въ то время какъ планктонная сѣтка, протянутая по озеру на разстояніи около 500 метровъ, принесла всего нѣсколько штукъ *Holopedium*.

Указанныя мною породы пелагическихъ рыбъ не однажды подвергались вскрытію; я приведу нѣкоторые результаты, полученные надъ обитателями водоемовъ Россіи.

С н ѣ т о к ѣ. Эта небольшая рыбка въ разныхъ водоемахъ, повидимому, выбираетъ различную пищу. Въ Германіи и въ нѣкоторыхъ водоемахъ Россіи въ ея кишечникѣ находили въ большомъ количествѣ *Leptodora*, въ другихъ русскихъ озерахъ ея пищу составляетъ главнымъ образомъ *Bosmina*, за которой

идутъ *Cyclops*, *Diaptomus*, *Hyalodaphnia*, *Bythotrephes*.

Ряпушка или селява. Питаніе селявы еще разнообразнѣе. Иногда она поѣдаетъ специально *Bosmina*,—въ кишечникѣ одного экземпляра изъ Нор-

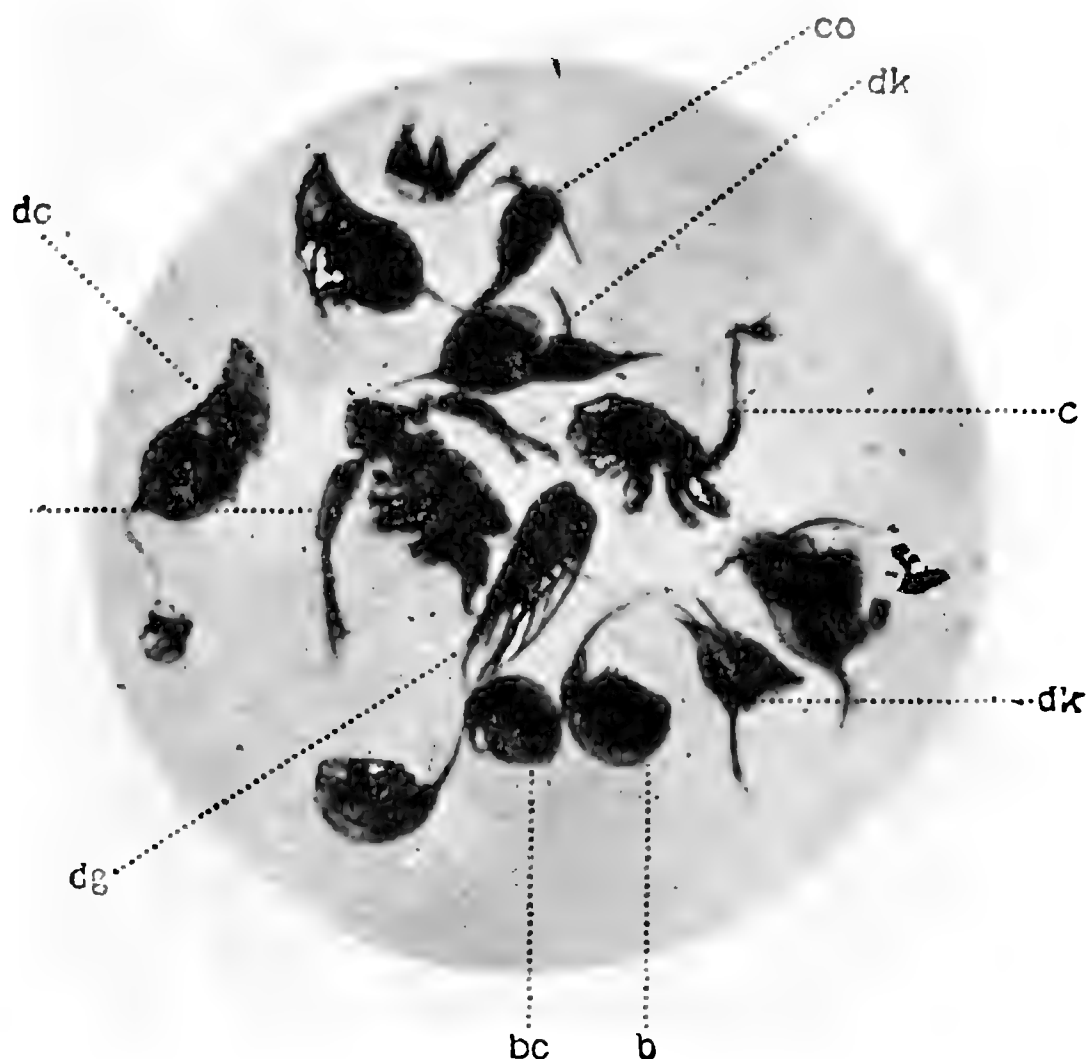


Рис. 112. Содержимое желудка лѣтней уклейки (5. vi. 1897).
 dk—*Hyalodaphnia Kahlbergensis*; dc—*Hyalodaphnia cristata* v. *Cederströmii*; dg—*Diaptomus gracilioides*; bc—*Bosmina cornuta*; b—*Bosmina coregoni*?; sc—*Limnosida frontosa*; c, co—*Cyclops* sp.? (По Арнольду).

вегиі было найдено до 50,000 *Bosmina obtusirostris*. Въ другихъ мѣстахъ она предпочитаетъ различныхъ *Sorperoda* (въ русскихъ водоемахъ наблюдали особое пристрастіе къ роду *Cyclops*). Въ ея кишечникѣ находили также коловратокъ рода *Anuraea*.

У к л е й к а. Арнольдъ изслѣдовалъ питаніе уклейки и въ зимнее, и въ лѣтнее время. Въ оба періода кишечникъ ея оказался переполненнымъ представителями планктона. Лѣтнее вскрытіе показало присутствіе большого количества рачковъ (рис. 112), зимнее же совпало съ сильнымъ размноженіемъ діатомовой водоросли *Melosira*. У большинства вскрытыхъ особей количество *Melosira* въ кишечникъ ока-

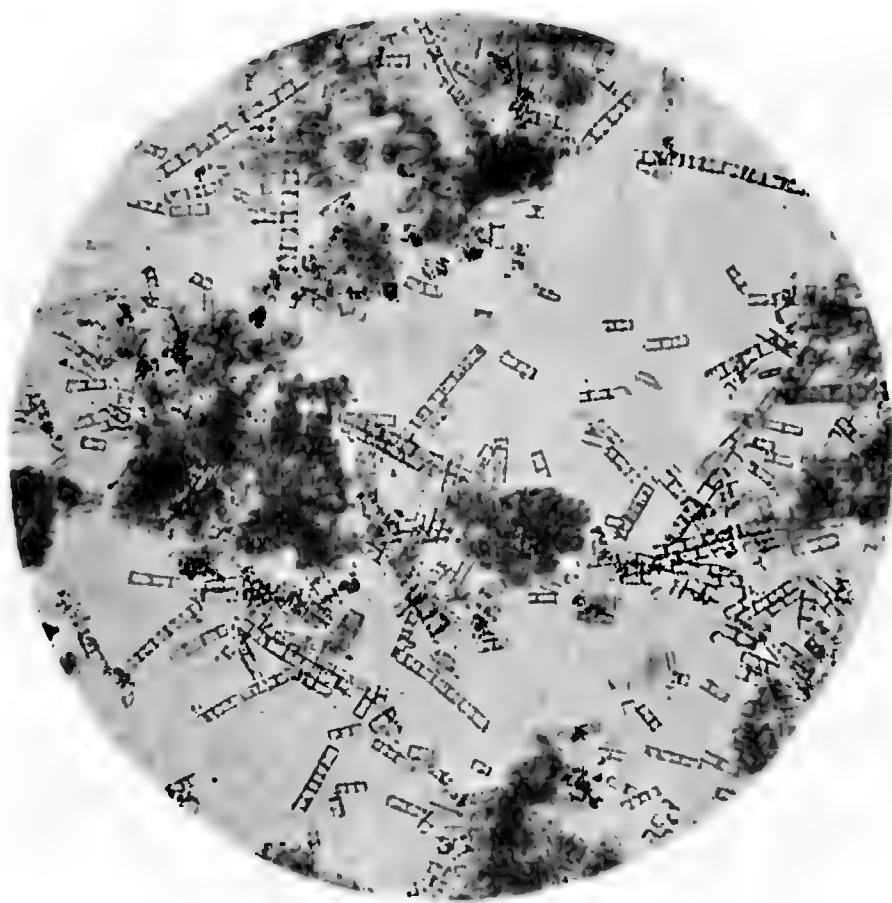


Рис. 113. Содержимое кишечника зимней уклейки изъ озера Велье. (По Арнольду).

залось очень значительнымъ (рис. 113). Это, между прочимъ, подало изслѣдователю поводъ возражать противъ уменьшенія значенія фитопланктона, какъ источника питанія рыбъ, такъ какъ имѣлась тенденція приписывать это значеніе исключительно зоопланктону.

Вторая группа рыбъ, представители которой только

временно потребляютъ планктонъ, оказывается многочисленнѣе первой. Питаніе планктономъ связано главнымъ образомъ съ первымъ годомъ жизни, когда маленькая рыбка еще не можетъ принимать болѣе крупной пищи. Нѣкоторыя породы въ это время держатся исключительно въ береговой зонѣ и питаются свойственными ей организмами, другія же

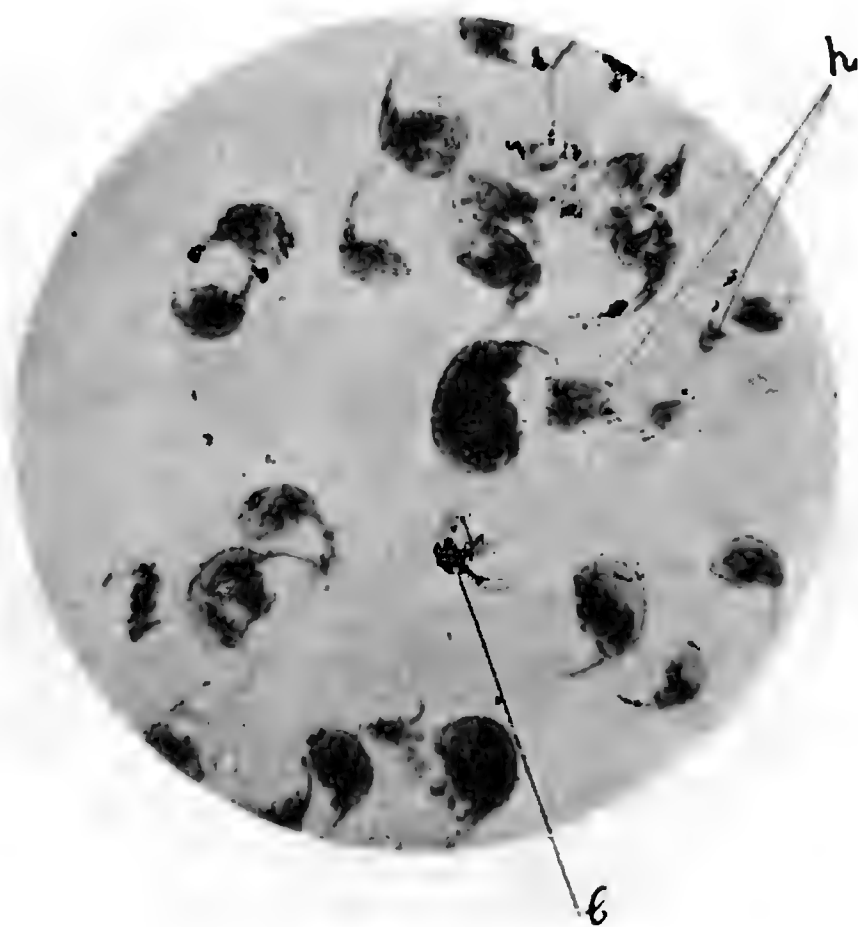


Рис. 114. Содержимое кишечника леща — сеголѣтка въ 3 сант. длины изъ Пестовскаго озера. Обознач.: b—*Bosmina coregoni*, h—обломки *Hyalodaphnia Cederströmi*. (По Арнольду).

предпочитаютъ въ такомъ возрастѣ открытыя воды и, слѣдовательно, должны питаться представителями планктона. Изъ нашихъ рыбъ къ числу послѣднихъ относятся: плотва (*Leuciscus rutilus*), язь (*Idus melanotus*), лещъ (*Abramis brama*) (рис. 114), можетъ быть, и еще нѣкоторыя породы. Кишечникъ язя, имѣющаго размѣры въ 3—4 сантиметра, всегда содержитъ остатки

различныхъ планктонныхъ формъ и не только изъ числа ракообразныхъ, но и изъ коловратокъ (*Anuraea aculeata*) и водорослей (*Anabaena flos aquae*). Когда рыбка подрастаетъ, то, въ связи съ переходомъ къ донной жизни, содержаніе въ ея кишечникѣ донныхъ и береговыхъ формъ все болѣе и болѣе увеличивается.

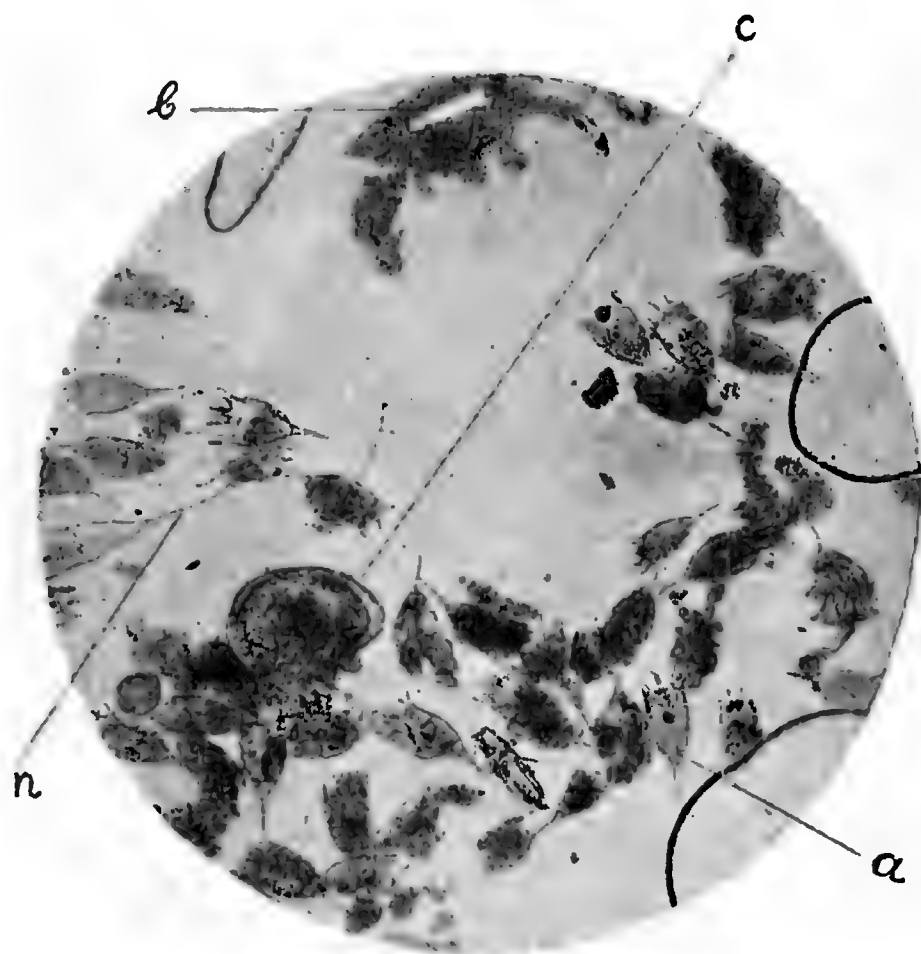


Рис. 115. Содержимое кишечника зимней плотвы въ 4, 5 сантим. длины изъ озера Велье. Обозн.: а—*Anuraea cochlearis*, n—*Notholca longispina*, c—*Chydorus* sp., b—*Bosmina cornuta*. (По Арнольду).

При вскрытіи кишечника п л о т в ы также приходилось наблюдать большое количество планктонныхъ организмовъ, что хорошо видно на прилагаемой фотографіи (рис. 115) Арнольда. Преобладаетъ коловратка *Anuraea cochlearis*. Въ лѣтнее время, особенно для подрастающихъ экземпляровъ, служатъ пищей также

планктонныя водоросли,—Гейнеманъ наблюдалъ массовое поглощеніе *Clathrocystis* и *Gloeotrichia*.

Наконецъ, о к у н ь въ первый годъ своей жизни питается главнымъ образомъ рачками, какъ планктонными, такъ и обитающими въ береговой зонѣ.

Представители планктона не только непосредственно идутъ на пищу рыбамъ, но они могутъ своимъ развитіемъ и своею дѣятельностью по накопленію въ водоемѣ органическихъ веществъ способствовать увеличенію прибрежной и донной фауны, составляющей для большинства рыбъ источникъ питанія перво-степенной важности.

Въ рыбоводныхъ хозяйствахъ принимается рядъ мѣръ къ увеличенію производительныхъ силъ водоемовъ и, между прочимъ, и къ увеличенію количества планктона. Мы остановимся на такъ называемомъ «удобреніи» водоема (*Düngung*). Его производятъ совершенно подобно тому, какъ мы удобряемъ землю, при посредствѣ конскаго навоза, фекалій и тому подобныхъ отбросовъ. Но при этомъ болѣе дешевомъ способѣ всегда есть извѣстный рискъ,—мы можемъ вызвать слишкомъ сильное загрязненіе и зараженіе водоема гніющими веществами, что въ свою очередь губельно отразится на рыбномъ населеніи. Поэтому упомянутыми продуктами предпочитаютъ удобрять не самую воду, а дно водоема въ періодъ его спуска. Болѣе совершеннымъ представляется, повидимому, искусственное удобреніе, вполне соответствующее таковому же въ земледѣліи и даже производимое при посредствѣ тѣхъ же веществъ (напримѣръ, при помощи Томасовской муки). Особенно важно азотистое удобреніе, такъ какъ благодаря ему въ водоемѣ мо-

жетъ повыситься содержаніе азотосодержащихъ бѣлковыхъ веществъ, а приростъ рыбьяго мяса совершается только на азотистой пищѣ. Поэтому очень рекомендуется (Кюнертъ), какъ искусственное удобрение, чилийская селитра. Цѣлесообразное прибавленіе подобныхъ удобрений тотчасъ же отражается на планктонѣ, вызываетъ болѣе пышное его развитіе и увеличеніе процентнаго содержанія азота. Это хорошо иллюстрируется слѣдующей табличкой (по Кнауते), показывающей содержаніе азота въ зоопланктонѣ нѣкоторыхъ рыбоводныхъ прудовъ передъ удобрениемъ и послѣ него:

Прудъ А.		Прудъ В.		Прудъ С.	
до удобрен.	9,23%	до удобрен.	9,16%	до удобрен.	9,37%
послѣ удобрения листьями орѣшника.	10,64%	послѣ удобрения пересушенной кровяной мукой.	9,90%	послѣ удобрения кровяной мукой болѣе высокаго сорта.	11,16%

Кюнертъ производилъ также наблюденія, насколько вліяетъ удобрение на приростъ рыбьяго мяса. Въ его статьѣ мы находимъ интересныя таблицы, гдѣ сопоставлена стоимость получаемаго при искусственномъ удобрении прироста со стоимостью затрачиваемаго удобрения. Полученныя имъ данныя показываютъ, что этотъ расходъ возвращается съ порядочнымъ барышомъ, благодаря болѣе быстрому нагулу рыбы.

Конечно, искусственное удобрение необходимо производить цѣлесообразно; должны вводиться именно

тѣ вещества, которыхъ не хватаетъ въ водоемѣ и недостатокъ которыхъ, согласно «закону минимума», ограничиваетъ развитіе жизни водоема. Для предварительнаго опредѣленія этихъ веществъ былъ предложенъ интересный методъ, основанный на предположеніи, что повышение количества планктона знаменуетъ собою и большее благополучіе рыбьяго населенія. Этотъ методъ окрещенъ нѣмецкимъ терминомъ «Becherglas-methode»; сущность его заключается въ слѣдующемъ. Изъ пруда, который мы намѣрены удобрять, берется извѣстное количество тщательно профильтрованной воды и распределяется по колбамъ одинаковаго размѣра (по 0,5 литра на каждую). Къ большей части пробъ мы прибавляемъ разные виды удобренія, какъ естественнаго, такъ и искусственнаго; въ послѣднемъ случаѣ въ одну колбу мы вводимъ соли щелочныхъ металловъ, въ другую — азотистыя вещества, въ третью—соли сѣрной или фосфорной кислоты и т. д. Затѣмъ всѣ колбы засѣваются какой-либо одноклѣточной зеленой планктонной водорослью и помѣщаются въ удобныя для развитія послѣдней условія (теплота, свѣтъ). По степени ея размноженія въ различныхъ колбахъ опредѣляется, какія удобряющія вещества необходимо ввести въ водоемъ. Въ тѣ же колбы помѣщаются и представители зоопланктона, чтобы выяснить, какъ отзовутся внесенныя примѣси на ихъ размноженіи.

Если мы собираемся разводить рыбу въ какомъ-либо естественномъ водоемѣ, то необходимо предварительно выяснить, насколько высока его производительность. Способовъ такого опредѣленія производительности (бонитировка) много, они часто зависятъ

отъ опредѣленныхъ теоретическихъ предпосылокъ, почему одна школа рыбныхъ техниковъ предпочитаетъ одинъ методъ, другая—другой. Такъ, напримеръ, Шименць и его послѣдователи считаютъ наиболѣе важнымъ опредѣленіе богатства водоема представителями донной и береговой фауны и на этомъ строить свою систему.

Здѣсь мы остановимся только на бонитировкѣ по планктону, предлагаемой Вальтеромъ. Этотъ авторъ считаетъ, что количество планктона является прямымъ показателемъ богатства водоема питательными веществами ¹⁾. Онъ предлагаетъ дѣлать въ теченіе года рядъ наблюденій надъ количествомъ планктона въ данномъ водоемѣ и выводить изъ нихъ среднія величины. На основаніи послѣднихъ должна производиться оцѣнка водоема при посредствѣ слѣдующей схемы:

Содержаніе животнаго планктона до 5 куб. сант. на кубич. метръ воды.	Пруды со слабой производительностью.
Содержаніе животнаго планктона отъ 5 до 15 куб. сант. на кубич. метръ воды.	Пруды со средней производительностью.
Содержаніе животнаго планктона отъ 15 до 50 куб. сант. на кубич. метръ воды.	Пруды съ хорошей и очень хорошей производительностью.

¹⁾ Въ мелкихъ рыбоводныхъ прудахъ трудно разграничить планктонъ собственно отъ микроорганизмовъ береговой зоны, поэтому Вальтеръ употребляетъ терминъ «планктонъ» въ нѣсколько болѣе широкомъ смыслѣ, чѣмъ это дѣлается обыкновенно.

Въ водоемахъ болѣе производительныхъ обыкновенно господствуютъ Cladocera, въ болѣе бѣдныхъ—Rotatoria и Cyclopidae.

При недостаточно еще разработанныхъ методахъ бонитировки и спорности теоретическихъ основъ нѣкоторыхъ изъ нихъ, не слѣдуетъ ограничиваться на практикѣ какимъ-либо однимъ способомъ; гораздо лучше произвести опредѣленіе производительности водоема двумя, тремя методами и потомъ уже дѣлать окончательный выводъ о его пригодности для намѣченныхъ цѣлей.

XIV

МЕТОДИКА ПЛАНКТОННЫХЪ ИЗСЛѢДОВАНІЙ.

При изученіи планктона постоянно приходится имѣть дѣло съ выясненіемъ физико-химическихъ свойствъ различныхъ водоемовъ. Поэтому въ настоящей главѣ намъ необходимо остановиться не только на методикѣ изслѣдованія планктона собственно, но и на способахъ опредѣленія указанныхъ физическихъ и химическихъ особенностей.

А. Изученіе глубины и рельефа водоема и характера его дна.

При началѣ работъ надъ какимъ-либо водоемомъ необходимо имѣть представленіе о его глубинѣ и рельефѣ дна, такъ какъ оба эти элемента очень сильно отражаются на его біологіи. Одновременно съ соотвѣтствующимъ изслѣдованіемъ обыкновенно собираются и образцы ила. Для той и другой цѣли служатъ различныхъ типовъ «лоты», которые опускаются на дно водоема изъ опредѣленныхъ пунктовъ его поверхности. Лоть состоитъ изъ груза болѣе или менѣе значительнаго вѣса, обычно соединеннаго съ спеціальнымъ приспособленіемъ для захватыванія образца ила. Послѣднее можетъ быть устроено раз-

лично,—для прѣсныхъ водъ чаще всего примѣняется коническая чаша, заостренная книзу, а сверху прикрытая подвижной металлической пластинкой, которая защищаетъ пробу ила отъ вымыванія при подъемѣ лота (рис. 116). На основаніи полученныхъ измѣреній вычерчивается карта глубинъ водоема, а собранный иль подвергается дальнѣйшимъ изслѣдованіямъ. Послѣднія далеко не всѣ имѣютъ отношеніе къ интересующему насъ планктону, но на двухъ, трехъ изъ нихъ слѣдуетъ остановиться.

Прежде всего иль подвергается микроскопическому анализу. Изученіе подъ микроскопомъ даетъ возможность выяснить способы образованія ила, а также до известной степени и ту роль, которую играютъ въ этомъ процессѣ организмы планктона.

Такъ какъ ни въ одной изъ предшествующихъ главъ намъ не пришлось коснуться послѣдняго вопроса, то я позволю себѣ сказать о немъ нѣсколько словъ здѣсь. Иногда планктонные организмы могутъ принять большое участіе въ образованіи осадковъ на днѣ обитаемаго ими водоема; это бываетъ въ тѣхъ случаяхъ, когда количество осадковъ наноснаго характера незначительно, слѣдовательно, особенно часто въ тихихъ, съ малымъ притокомъ воды, озерахъ. Панцыри, оболочки и вообще мертвыя тѣла представителей планктона во многихъ случаяхъ достигаютъ дна; сюда же опускаются экскременты живыхъ организмовъ. Отложенія такого типа обозначаютъ терминомъ «Gytje». Смотря по матеріалу, изъ котораго они



Рис. 116. Лотъ.

образовались, различаютъ: 1) *Diatomeengytje*, 2) *Мухорphyceengytje* (образованъ остатками синезеленыхъ водорослей), 3) *Chitinytje*—происходитъ на счетъ хитиновыхъ оболочекъ животныхъ организмовъ.

Въ случаѣ, если донная зона озера богата населеніемъ, то его обитатели пожираютъ остатки планктонныхъ существъ и вообще осѣдающія на дно органическія частицы. Такимъ образомъ, значительная часть органическихъ веществъ ила проходитъ черезъ ихъ кишечникъ, измельчается въ немъ и перерабатывается при посредствѣ бактерій. При этомъ илъ принимаетъ все болѣе и болѣе рѣзко выраженный жировой характеръ, — осадки такого рода носятъ названіе «*Sapropel*». Послѣдній близокъ къ тѣмъ отложеніямъ, изъ которыхъ образуется нефть, согласно гипотезѣ органическаго ея происхожденія.

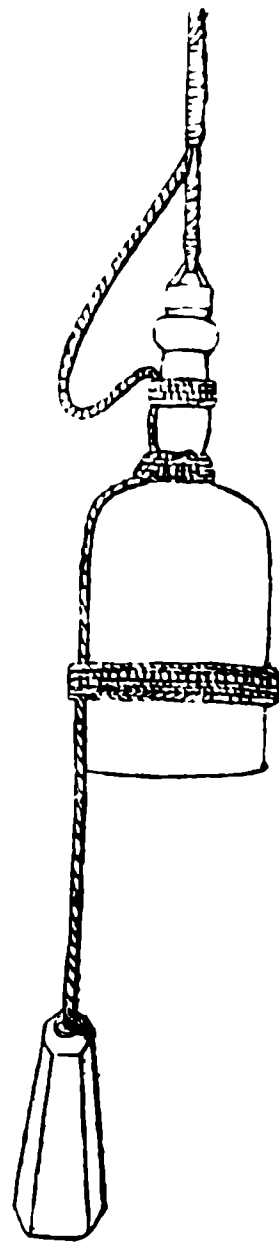
Имѣетъ для насъ значеніе также и химическій составъ ила, поскольку онъ отражается на характерѣ водъ даннаго водоема. Мы уже отмѣчали, что интенсивные процессы разложенія въ илу способствуютъ быстрому обѣдненію глубокихъ слоевъ воды кислородомъ и обогащенію ихъ углекислотой, а иногда даже сѣроводородомъ и метаномъ. Поэтому очень важны наблюденія надъ такъ называемымъ «дыханіемъ ила», то-есть выясненіе опытнымъ путемъ, насколько быстро данный сортъ ила способенъ поглощать растворенный въ водѣ кислородъ.

Извѣстный интересъ представляютъ, наконецъ, и бактеріологическія изслѣдованія, такъ какъ въ илу могутъ быть бактеріи, играющія очень большую роль въ общемъ круговоротѣ вещества, а, слѣдовательно, вліяющія и на составъ воды того или иного водоема; достаточно упомянуть окислительную дѣятельность желѣзобактерій, производящихъ иногда цѣлый переворотъ въ біологіи водоема.

Б. Изученіе химическаго состава воды.

Мы не будемъ останавливаться на чисто химической сторонѣ дѣла, такъ какъ методику анализа воды

можно найти въ любомъ специальномъ руководствѣ. Здѣсь же мы познакомимся главнымъ образомъ со способами добыванія воды для аналитическихъ цѣлей. Воду приходится брать не только съ поверхности, но и съ болѣе или менѣе значительныхъ глубинъ. При этомъ могутъ быть преслѣдуемы двѣ цѣли: или мы желаемъ анализировать воду только на растворенныя въ ней соли и органическія вещества, или же хотимъ знать также и количества различныхъ растворенныхъ газовъ. Первая задача рѣшается значительно проще. Для этого можетъ быть примѣнена такъ называемая «бутылка Мейера» (рис. 117). Какъ мы видимъ по прилагаемому рисунку, можно, опустивъ эту бутылку на желаемую глубину, рѣзкимъ толчкомъ заставить ее откупориться и такимъ образомъ проба воды будетъ взята.



Гораздо сложнѣе обстоитъ дѣло, когда намъ необходимъ газовый анализъ. Въ этомъ случаѣ мы не можемъ допустить, чтобы вода, входящая въ нашъ приборъ, перемѣнивалась по пути съ воздухомъ, какъ это имѣетъ мѣсто въ бутылкѣ Мейера. Поэтому приходится прибѣгать къ болѣе сложно устроеннымъ приборамъ—«батометрамъ». Въ Россіи наиболѣе употребителенъ батометръ Лебединцева (рис. 118), построенный на томъ принципѣ, что въ моментъ, когда мы мѣняемъ точку привѣса при-

Рис. 117. Бутылка Мейера. (По Мейеру, изъ Штейера).

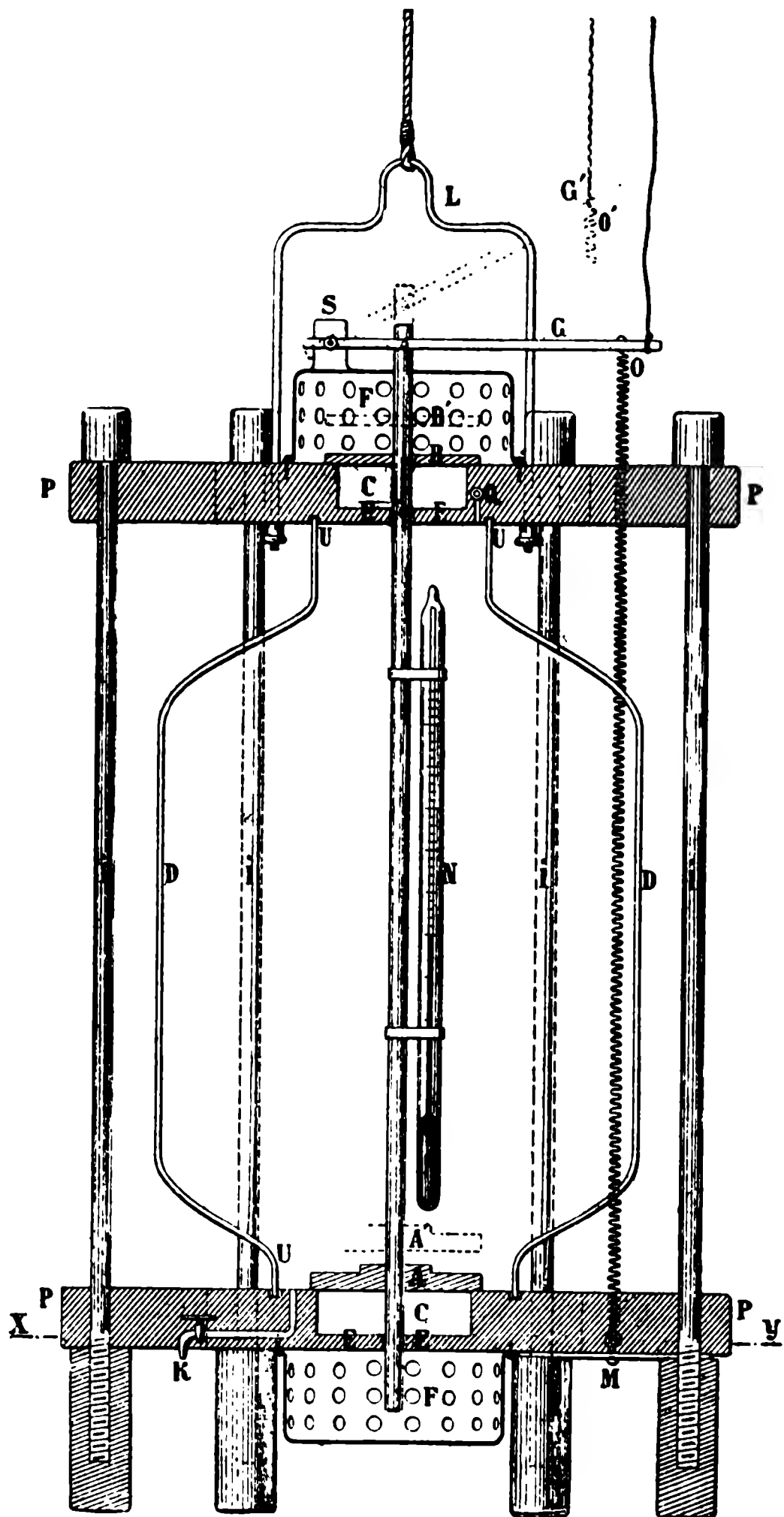


Рис. 118. Батометръ Лебединцева. В и А—клапаны, В' и А' тѣже клапаны при открытомъ состояніи батометра. F—рѣшетка, прикрывающая клапаны. S и G—рычагъ, поднимающій клапаны. S' и G'—положеніе рычага въ поднятомъ состояніи. К—кранъ, для выпуска воды. D—стѣнки сосуда. (Изъ Инструкцій для изслѣдованія озеръ изд. Пос. Ком. И. Р. Геогр. Общ.).

бора, онъ открывается одновременно и сверху, и снизу. Черезъ нижнее отверстіе входитъ вода, а черезъ верхнее воздухъ покидаетъ приборъ. Если мы подозрѣваемъ, что въ глубинахъ изслѣдуемаго водоема можетъ быть сѣроводородъ, то всѣ металлическія части батометра должны быть вызолочены, чтобы не поддаваться дѣйствію этого газа и тѣмъ самымъ не вызвать его исчезновенія изъ взятой пробы воды.

Самый анализъ ведется обычными химическими методами, чаще всего титрованіемъ. Лебединцевъ для приблизительнаго опредѣленія количества кислорода конструировалъ приборъ, съ которымъ можетъ работать любой, совершенно не подготовленный человекъ. Въ этомъ приборѣ мы получаемъ свѣтлый осадокъ закиси марганца, часть которой переводится раствореннымъ въ опредѣленномъ объемѣ испытуемой воды кислородомъ въ окись, имѣющую темнокоричневый цвѣтъ. По интенсивности оттѣнка мы и судимъ о количествѣ кислорода, сопоставляя цвѣтъ осадка съ составленной авторомъ цвѣтной шкалой. Недостаткомъ этого пріема является необходимость пользоваться субъективнымъ опредѣленіемъ оттѣнка, которое на практикѣ часто оказывается очень неточнымъ.

В. Изученіе распредѣленія температуры въ водоемѣ.

При опредѣленіи температуры поверхностныхъ или очень неглубокихъ слоевъ воды обычно пользуются термометромъ, ртутный резервуаръ котораго окруженъ металлическимъ футляромъ, въ верхней части пронизаннымъ отверстіями (рис. 119). Такимъ образомъ захваченная футляромъ вода въ теченіе нѣко-

тораго времени охраняетъ ртуть прибора отъ измѣненій температуры и наблюдатель успѣваетъ отмѣтить послѣднюю. Если же приходится работать на извѣстной глубинѣ, то такой термометръ уже не пригоденъ, и необходимо прибѣгать къ той или иной модели перевертывающихся термометровъ, на примѣръ, «Negretti-Zambra» (рис. 120).

Идея этихъ приборовъ заключается въ томъ, что опущенный на нѣкоторую глубину термометръ, послѣ того какъ ртуть его приметъ температуру

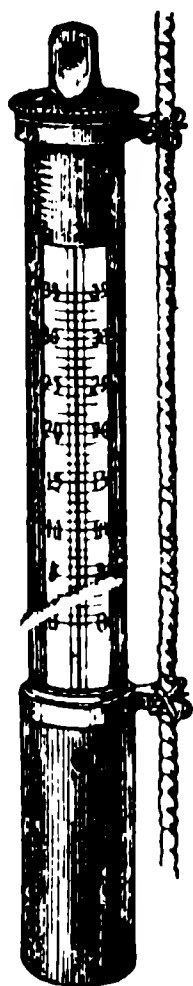


Рис. 119. Водный термометръ.

окружающей среды, подвергается извѣстному воздействию со стороны наблюдателя (на примѣръ, при употребленіи модели Negretti мы производимъ рѣзкій толчекъ, дергая за линь). При этомъ термометръ перевертывается, столбикъ ртути въ строго опредѣленномъ мѣстѣ обрывается, и показаніе температуры такимъ образомъ оказывается фиксированнымъ, пока наблюдатель, записавъ его, не перевернетъ термометръ попрежнему.

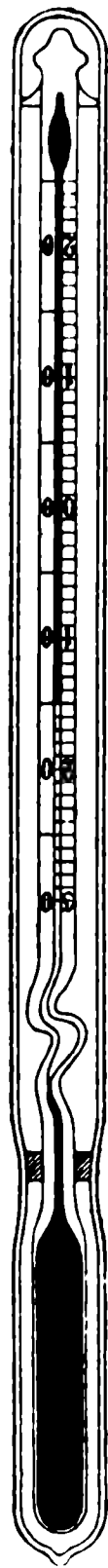


Рис. 120. Термометръ Негретти—Цамбра, послѣ опрокидыванія. (Изъ Мёррея и Гіорта).

Иногда для изученія суточныхъ колебаній того или

иного слоя употребляются еще спеціальныя максимумъ и минимумъ-термометры.

Г Опредѣленіе прозрачности в о д ы.

Наиболѣе точнымъ методомъ для выясненія, на какую глубину проникають лучи свѣта, является методъ фотографическій. Въ спеціальному приборѣ на глубину опускается герметически закрытая кассета съ фотографической пластинкой строго опредѣленной чувствительности. На желательномъ уровнѣ кассета автоматически открывается и нѣкоторое время экспонируется. По результату опредѣляется, проникаетъ ли свѣтъ на изслѣдуемую глубину. При особомъ видоизмѣненіи прибора мы получаемъ возможность имѣть рядъ такихъ пластинокъ съ различныхъ глубинъ и такимъ образомъ сравнивать интенсивность свѣта въ разныхъ слояхъ водоема.

Хотя этотъ способъ и наиболѣе совершененъ въ смыслѣ точности опредѣленій, но въ силу его сложности онъ примѣняется рѣдко; гораздо чаще пользуются болѣе примитивными методами, въ которыхъ главная роль принадлежитъ человѣческому глазу. Въ этомъ заключается, конечно, источникъ постоянныхъ ошибокъ въ виду субъективныхъ особенностей глаза наблюдателя. Наиболѣе примитивнымъ (и чаще всего употребляемымъ) изъ такихъ приборовъ является дискъ Секки. Это просто окрашенная въ бѣлый цвѣтъ пластинка опредѣленнаго діаметра (съ полнымъ успѣхомъ можетъ быть замѣнена обыкновенной фаянсовой тарелкой). При опусканіи ея отмѣчаютъ глубину, на которой она пропадаетъ изъ глазъ, а при под-

натиі—на которой появляется. Среднее арифметическое изъ этихъ чиселъ и принимается за показатель прозрачности воды.

Д. Изученіе окраски воды.

Окраска воды опредѣляется по сравненію ея съ серіей цвѣтныхъ жидкостей, носящихъ опредѣленные номера и называемыхъ «шкалою Улэ-Фореля». Въ этой серіи мы имѣемъ всѣ переходы отъ чистыхъ голубыхъ тоновъ черезъ зеленые до бураго. Шкала существуетъ во многихъ видоизмѣненіяхъ, тѣмъ или инымъ способомъ осложненная.

Е. Біологическая часть изслѣдованій. Методика собиранія и обработки планктона.

Для сбора планктона въ настоящее время существуетъ цѣлая серія приборовъ, причемъ работа нѣкоторыхъ изъ нихъ еще не успѣла подвергнуться достаточной критической оцѣнкѣ. Наиболее хорошо изучены въ этомъ отношеніи болѣе старыя и въ данное время очень широко распространенныя «планктонныя сѣти». Матеріаломъ для нихъ служитъ такъ называемый «мельничный газъ», то-есть очень тонкое, съ чрезвычайно правильными петлями (рис. 121) шелковое сито (которое въ промышленности примѣняется въ мукомольномъ дѣлѣ). Размѣры его петель различны,

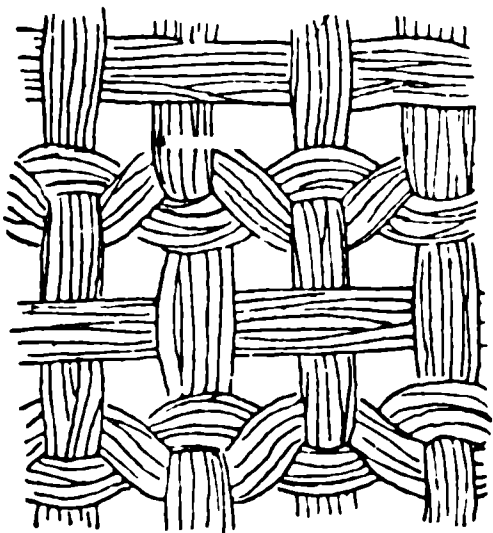


Рис. 121. Мельничный газъ № 20. (По Ломану, изъ Штейера).

съ чрезвычайно правильными петлями (рис. 121) шелковое сито (которое въ промышленности примѣняется въ мукомольномъ дѣлѣ). Размѣры его петель различны,

для планктонныхъ сѣтей берутся обыкновенно болѣе мелкіе номера, на примѣръ, № 20. Въ среднемъ поперечникъ петель такого сита близокъ къ 80—85 микронамъ (микронъ равенъ одной тысячной миллиметра). Какъ мы видѣли выше, такая матерія все таки можетъ пропускать черезъ себя особенно мелкіе организмы (микропланктонъ). Сѣти придается по большей части коническая форма; исходнымъ типомъ является такъ называемая «Апштейновская сѣть». На нижнемъ концѣ ея укрѣпляется металлическій стаканчикъ съ тѣмъ или инымъ приспособленіемъ для сливанія собраннаго планктона. Существуетъ два основныхъ типа Апштейновской сѣти, смотря по тому, назначается ли она только для качественныхъ сборовъ или же пригодна и для выясненія количественныхъ отношеній организмовъ. Въ первомъ случаѣ мы имѣемъ простую качественную сѣть (рис. 122) съ широко открытымъ верхнимъ отверстіемъ.

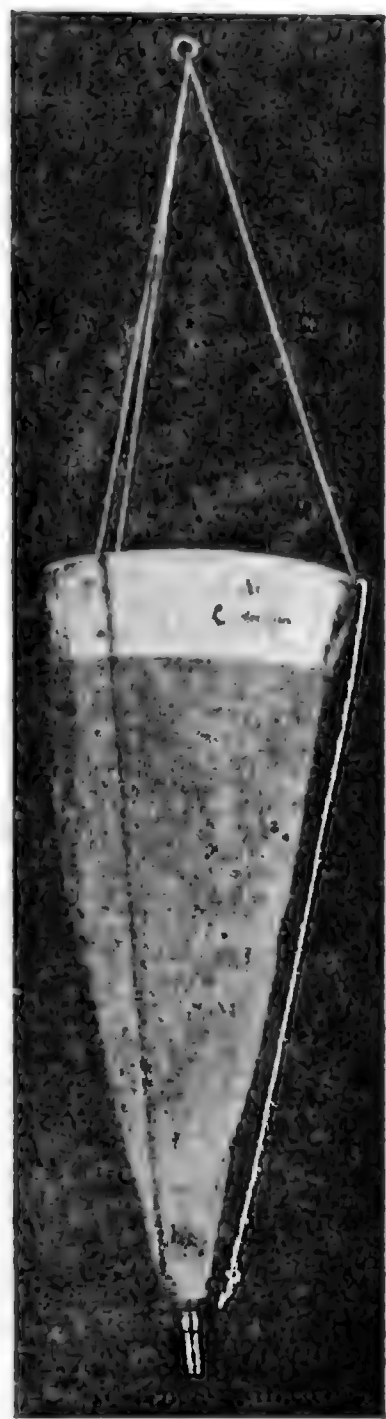


Рис. 122. Качественная планктонная сѣть Апштейна. (По Апштейну).

Во второмъ—сверху присоединенъ еще обратно поставленный, сръзанный конусъ, благодаря которому фильтрація воды черезъ сѣтку идетъ равномерно и

сѣть при извѣстной быстротѣ хода пропускаетъ опредѣленное, легко вычисляемое по специальной формулѣ количество воды. Такая сѣть носить названіе *к о л и ч е с т в е н н о й* (рис. 123).

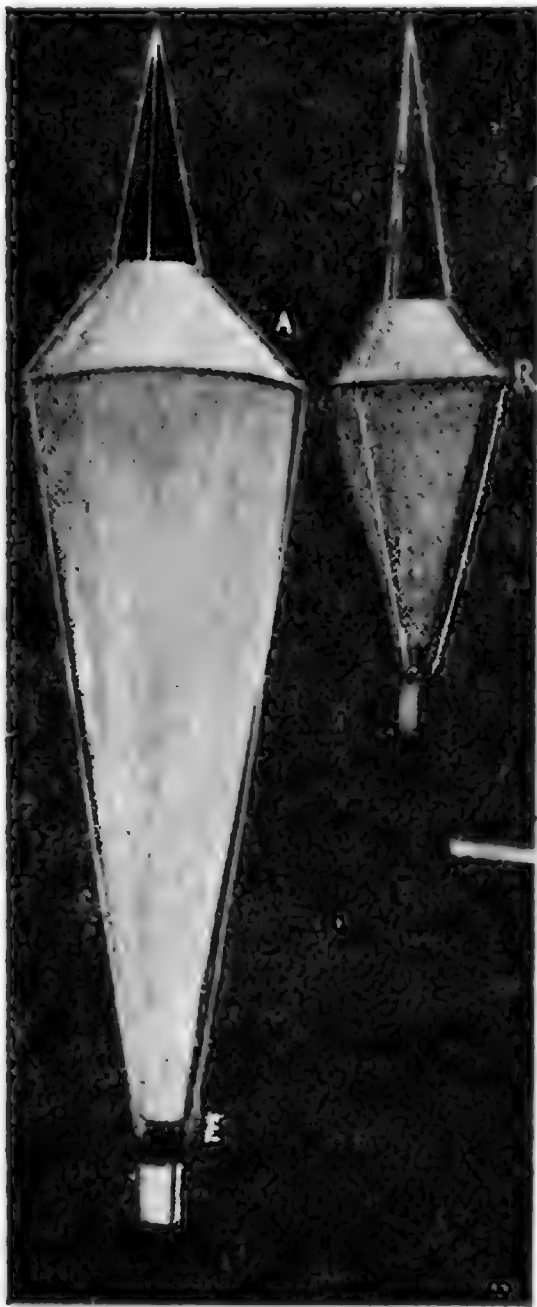


Рис. 123. Средняя и малая количественныя планктонныя сѣти Апштейна. (По Апштейну).

Имѣя эти сѣти, мы можемъ дѣлать поверхностные горизонтальные ловы или же вертикальные съ любой глубины водоема до его поверхности. При помощи послѣдняго способа возможно учесть общее количество планктона и количество отдѣльных его представителей во всей толщѣ воды. Но существуютъ и иныя задачи, трудно достижимыя съ такого рода сѣтями, напримѣръ, вопросъ о качественномъ и количественномъ вертикальномъ распредѣленіи планктона. Для такихъ цѣлей приходится примѣнять сѣти съ приспособленіями для автоматическаго захлопыванія. Моделей самозахлопывающихся сѣтей существуетъ очень много, какъ для прѣсныхъ, такъ и

для морскихъ водъ. Однѣ изъ нихъ приспособлены для горизонтальныхъ, другія для вертикальныхъ лововъ. Въ первомъ случаѣ сѣть все время должна итти въ одномъ опредѣленномъ горизонтѣ воды,—

какъ примѣръ такого прибора, упомянемъ «с ѣ т ъ К о р и». Она опускается на желаемую глубину закрытой. Затѣмъ по линію пускается «вѣстникъ» (въ видѣ свинцовой пронизанной отверстіемъ гири), который и бьетъ по аппарату, открывающему сѣтъ. При этомъ ударѣ широкое четырехугольное отверстіе сѣти открывается. Изслѣдователь ведетъ сѣтъ, сколько находитъ нужнымъ, въ изучаемомъ имъ горизонтѣ воды, а затѣмъ вновь замыкаетъ ее, посылая второго вѣстника, и въ такомъ видѣ поднимаетъ на поверхность.

Вертикальныя самозахлопывающіяся сѣти имѣютъ цѣлью обслѣдованіе опредѣленнаго столба воды. Такимъ образомъ, вмѣсто того, чтобы брать Апштейновской сѣтью одинъ вертикальный ловъ отъ самаго дна, мы можемъ обслѣдовать самозахлопывающейся сѣтью каждый метръ этого вертикальнаго столба отдѣльно. Способы закрыванія этихъ сѣтей очень разнообразны, однѣ сѣти при этомъ перехватываются посерединѣ (рис. 124), на отверстіе другихъ автоматически опускается особая крышка.

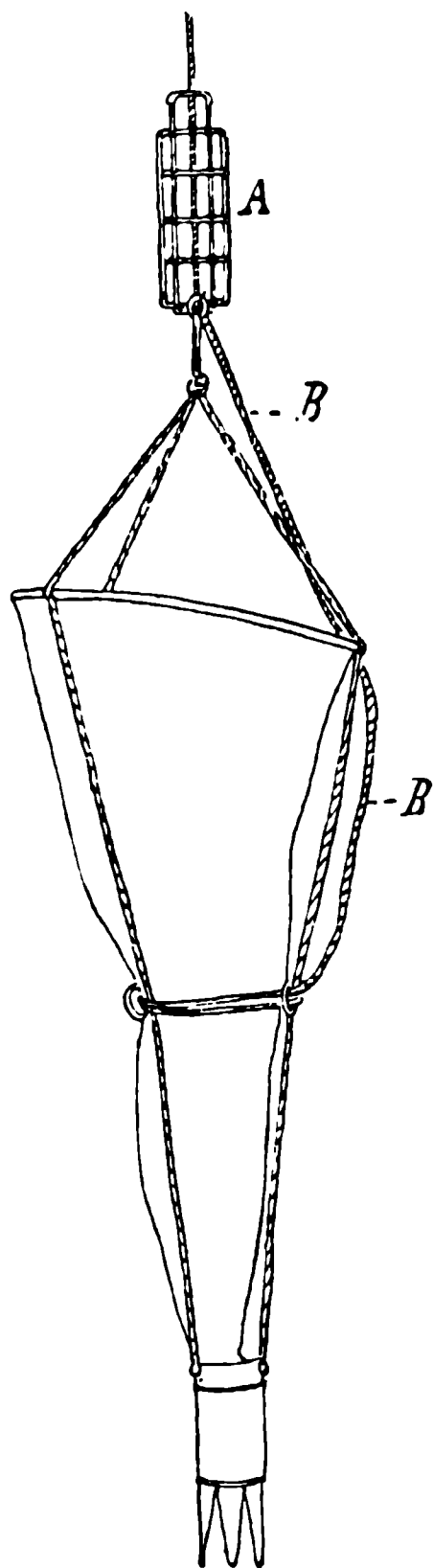


Рис. 124. Захлопывающаяся сѣтъ Марша. (По Маршу, изъ Штейера).

Кромѣ сѣтей, существуютъ (главнымъ образомъ для количественныхъ лововъ) приборы, основанные на

иномъ принципъ. Съ желаемой глубины добывается опредѣленный объемъ воды и изъ него уже фильтрованіемъ (часто черезъ ту же планктонную сѣть) выдѣляется планктонъ. Если изучается поверхностный планктонъ, то, конечно, воду можно зачерпнуть любымъ сосудомъ опредѣленнаго объема. Ланггансъ примѣнялъ для своихъ изслѣдованій особый прикрѣпленный къ лодкѣ полукруглый, вращающійся сосудъ, которому онъ далъ названіе «Ротаторъ» (рис. 125 и

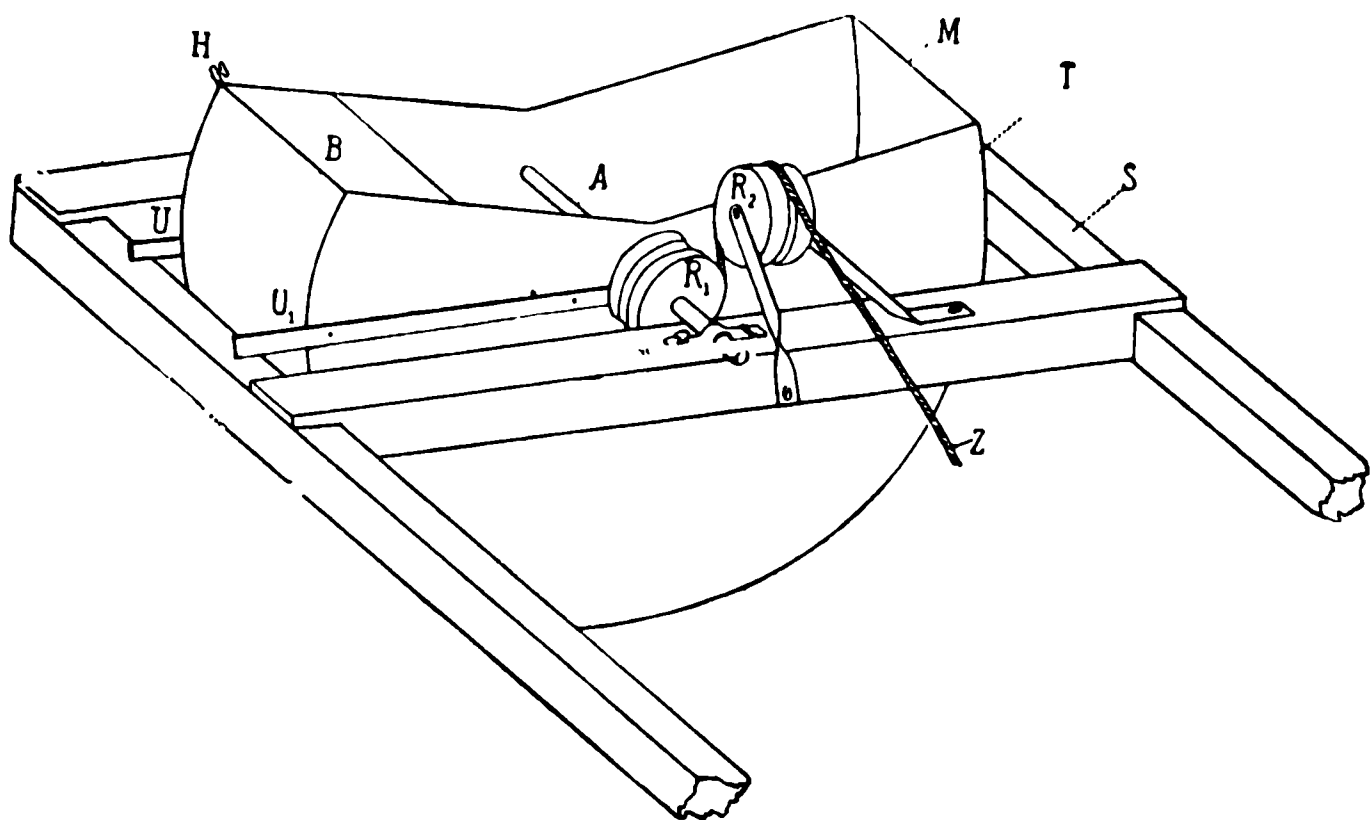


Рис. 125. Ротаторъ. Детали прибора. (По Ланггансу).

126). Придавая ему ту или иную установку, можно очень аккуратно, не вызывая движенія воды, захватывать послѣднюю изъ болѣе или менѣе толстаго поверхностнаго слоя.

Для добыванія съ извѣстной глубины опредѣленнаго объема воды вмѣстѣ съ планктономъ примѣнялись иногда спеціальныя сосуды, которые, послѣ опусканія,

тѣмъ или инымъ способомъ открывались и наполнялись водою. На томъ же принципѣ основаны (но, конечно, болѣе сложны по конструкціи) приборы для добыванія воды въ цѣляхъ бактериологическаго анализа.

При пользованіи подобными сосудаами получается очень небольшое количество планктона. Поэтому стали искать метода, дающаго возможность добывать съ же-



Рис. 126. Лодка съ помѣщеннымъ на ней аппаратомъ «Ротаторъ» во время лова. (По Ланггансу).

лаемой глубины любой объемъ воды. Пришлось обратиться къ насосамъ. Предлагался цѣлый рядъ моделей болѣе или менѣе сложныхъ по конструкціи, дорогихъ или болѣе дешевыхъ. Иногда накачиваемую воду собираютъ предварительно въ сосуды опредѣ-

ленного размѣра, въ сложныхъ же моделяхъ имѣются спеціальныя счетчики, учитывающіе количество прошедшей черезъ насосъ воды. Фильтрація производится или черезъ тотъ же мельничный газъ, или же черезъ другія болѣе плотныя фильтрующія вещества, если необходимо уловить и микропланктонъ (рис. 127).

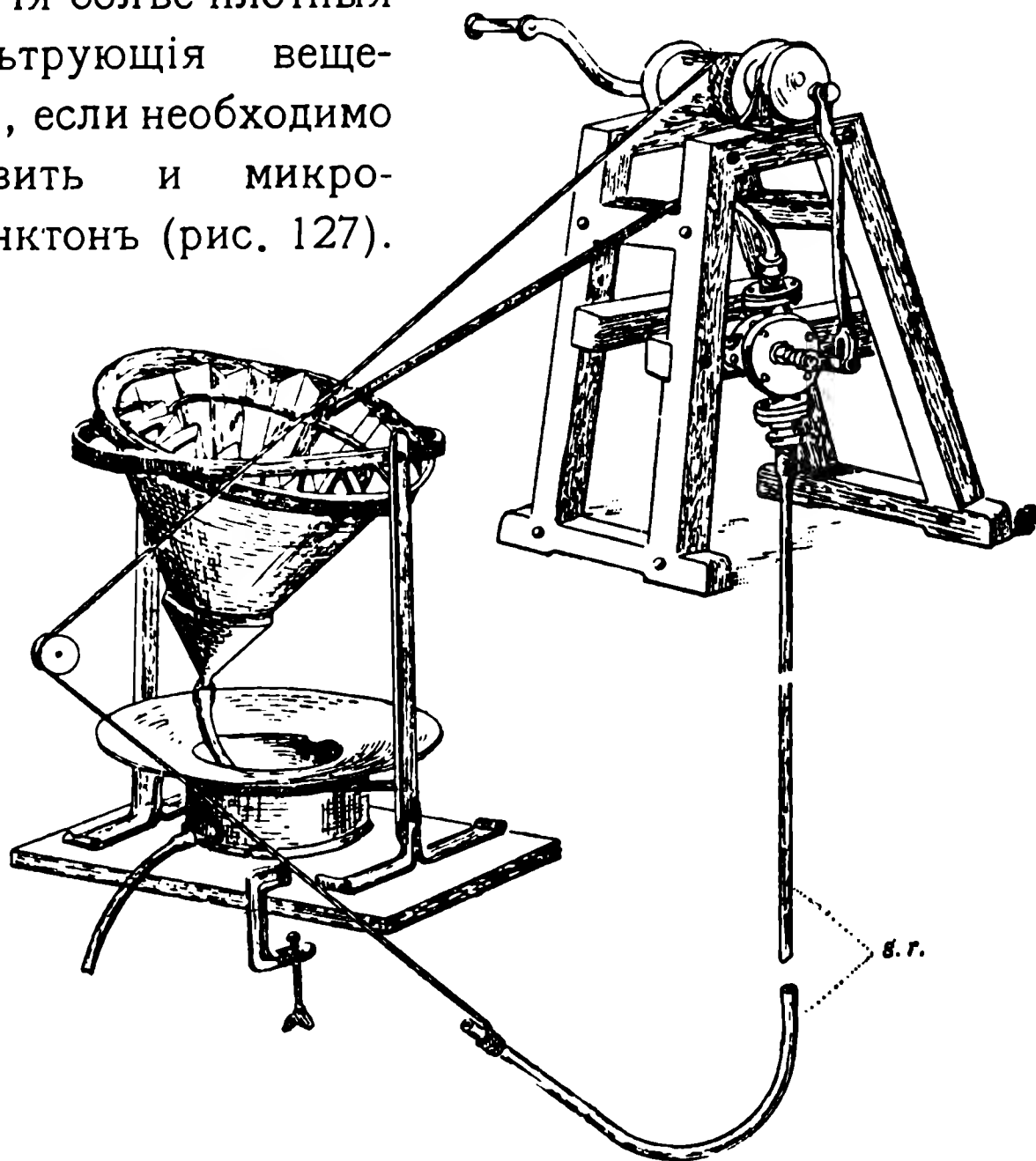


Рис. 127. Планктонная помпа и планктонный фильтр Ломана.
(По Ломану, изъ Штейера).

Какъ мы указали выше, для выдѣленія послѣдняго примѣняется еще и центрифугированіе. Послѣднее однако требуетъ значительной быстроты вращенія, почему для этой цѣли былъ построенъ спеціальныя приборъ «Планктонокритъ» (рис. 128), дающій болѣе

4000 оборотовъ въ минуту и центрифугирующій въ нѣсколько минутъ цѣлый литръ воды.

Для мелкихъ организмовъ методъ центрифугирования, конечно, значительно совершеннѣе лововъ при посредствѣ планктонныхъ сѣтей. Однако анализъ его, произведенный въ прошломъ году Пашеромъ, выяснилъ, что онъ всетаки далекъ отъ совершенства, такъ какъ не всѣ организмы такъ чисто осаждаются

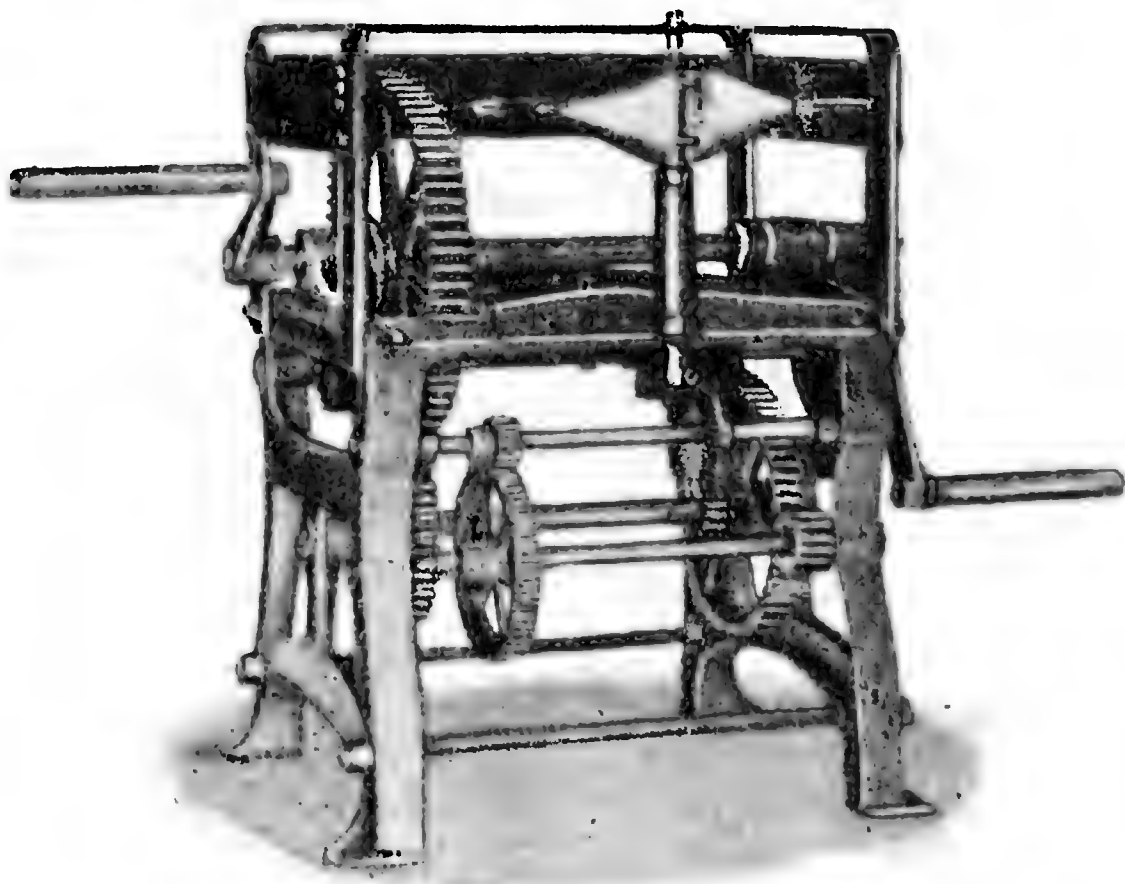


Рис. 123. Планктонокритъ. (По Ч. Доллей).

при центрифугированіи, какъ это, на примѣръ, нашелъ Ломанъ для морскихъ *Peridineae*. Опыты Пашера надъ синезелеными и одноклѣточными зелеными водорослями показали, что при центрифугированіи содержащей эти организмы воды остается извѣстное количество неосажденных водорослей, какъ бы долго мы ни продолжали работу прибора.

Собранный тѣмъ или инымъ способомъ планктонъ иногда изучаютъ въ систематическомъ отношеніи живымъ, чаще же всего, особенно для количественныхъ изслѣдованій, фиксируютъ формалиномъ ($\frac{1}{10}$ продажнаго раствора) или спиртомъ (70°).

При изученіи количественныхъ отношеній планктона иногда ограничиваются только опредѣленіемъ его сырого объема (особенно, если дѣло идетъ объ изслѣдованіяхъ практическаго характера). Собранный и фиксированный проба въ теченіе опредѣленнаго времени отстаивается въ узкихъ градуированныхъ сосудахъ, и объемъ планктона отмѣчается въ кубическихъ сантиметрахъ. Чаще однако бываетъ важно знать и относительную численность отдѣльныхъ организмовъ планктона,—въ этомъ случаѣ приходится прибѣгать къ такъ называемому счетному методу, основы котораго разработаны для прѣсныхъ водъ Апштейномъ.

Собранный планктонъ, путемъ прибавленія фиксирующей жидкости, приводится къ извѣстному объему. Затѣмъ, при посредствѣ взбалтыванія, мы стараемся довести организмы до равномернаго распредѣленія въ жидкости и въ этотъ моментъ беремъ опредѣленную часть послѣдней. Производится эта операція при помощи спеціальныхъ, очень тщательно сдѣланныхъ, пипетокъ—«Stempelpipetten». Взятая жидкость разливается по особой стеклянной пластинкѣ, раздѣленной нанесенными алмазомъ черточками на узкія полосы. Сверху она покрывается другимъ стекломъ и помѣщается на столикъ «счетнаго микроскопа» (рис. 129). Постепенно передвигая стекло, мы пересчитываемъ организмы, лежащіе на первой полоскѣ, потомъ

переходимъ на вторую и т. д., пока не будетъ просчитано все стекло. Продѣлавъ такую операцію нѣсколько разъ, просчетъ считаютъ законченнымъ. Прежде этому способу приписывалась очень высокая

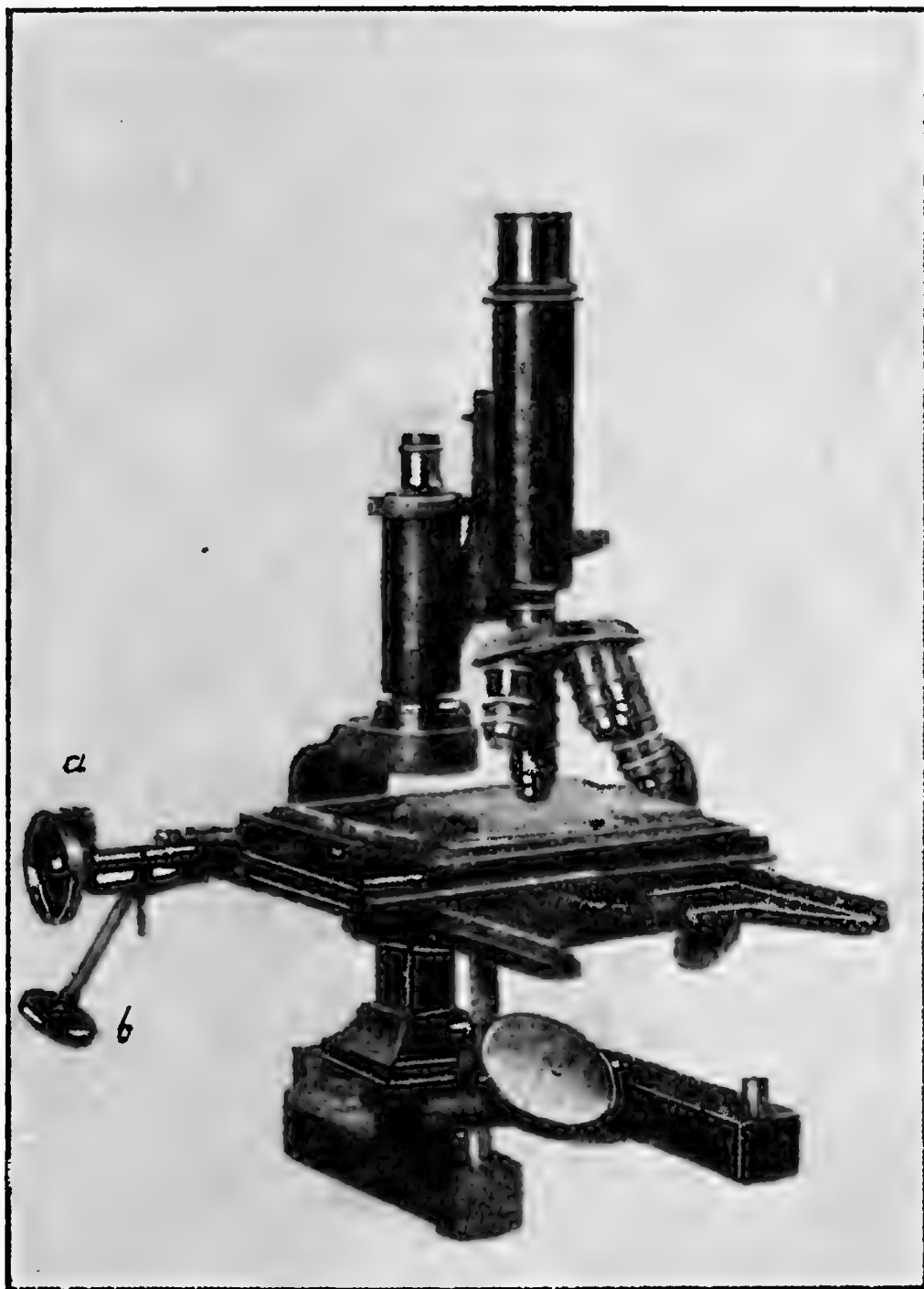


Рис. 129. Счетный микроскопъ. (По Апштейну).

степень точности, соотвѣтственно чему полагалось просчитывать довольно значительную часть всей планктонной пробы. Теперь же гидробиологи убѣдились, что и въ способахъ собиранія планктонныхъ

пробъ, и въ самомъ счетномъ методѣ заложено достаточно источниковъ для всевозможныхъ ошибокъ, почему и считаютъ полученные при его посредствѣ результаты только болѣе или менѣе близкими къ дѣйствительнымъ отношеніямъ. Въ виду этого, разъ добиться полной точности все равно представляется невозможнымъ, стали просчитывать меньшую долю пробы, тѣмъ болѣе, что счетъ по классическому методу отнималъ у изслѣдователя непомѣрно много времени и труда.

Отъ количества просчитанныхъ организмовъ мы переходимъ путемъ простого умноженія къ количеству ихъ во всей пробѣ. Если ловъ былъ сдѣланъ при посредствѣ насоса, то такимъ же простымъ вычисленіемъ мы узнаемъ количество организмовъ въ одномъ кубическомъ метрѣ воды. Если же мы ловили при посредствѣ сѣти, то приходится примѣнять составленныя для каждой системы количественныхъ сѣтей спеціальныя формулы, въ которыхъ приняты во вниманіе площадь отверстія сѣти, ея фильтрующая способность и т. д.

Кромѣ изслѣдованій такого рода, планктонъ можетъ быть изучаемъ и съ точки зрѣнія своего химическаго состава, что часто очень важно для практическихъ цѣлей. О нѣкоторыхъ результатахъ подобныхъ изслѣдованій мы говорили выше, методика же ихъ въ общемъ не отличается отъ обычныхъ методовъ химическаго анализа.

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ГИДРОБИОЛОГИИ.

Книги общаго содержанія.

- Лампертъ. Жизнь прѣсныхъ водъ. Изд. Девриена ¹⁾.
Zacharias. Das Süßwasserplankton.
Steuer. Planktonkunde 1910. (Существуетъ сокращенное издание: Leitfaden der Planktonkunde—1911).
Francé. Die Kleinwelt des Süßwassers—1910.
Форель. Руководство по озеровѣдѣнію. Изд. Гл. Упр. З. и З. 1912.

Главныя періодическія изданія.

- Internationale Revue der ges. Hydrobiologie und Hydrographie. Leipzig.
Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde. Stuttgart.
Annales de Biologie Lacustre. Bruxelles.

Неперіодическія изданія русскихъ станцій.

- «Изъ Никольскаго рыбоводнаго завода».
«Труды станціи на Глубокомъ озерѣ».
«Труды прѣсноводной Бородинской біологической станціи С.-П. Об. Ест.».
«Работы Волжской біологической станціи».
«Труды Астраханской ихтіологической лабораторіи».

Основныя руководства для первоначальнаго опредѣленія.

- Eyferth s. Einfachste Lebensformen des Tier—und Pflanzenreiches. 4-е изд. (Этотъ опредѣлитель достаточенъ для первоначальнаго опредѣленія растительныхъ водныхъ организмовъ, простѣйшихъ и коловратокъ).

¹⁾ Переведено со стараго нѣмецкаго изданія. Новое (1910) значительно пополнено.

— B r a u e r. Die Süßwasserfauna Deutschlands. (Серія книжекъ, содержащихъ опредѣлители для всѣхъ группъ водной фауны, кромѣ простѣйшихъ).

А р н о л д и. Введение въ изученіе низшихъ организмовъ. 2-е изд. (~~Содержитъ~~ описаніе водорослей и таблицы для ихъ опредѣленія до родовъ).

B l o c h m a n. Die mikroskopische Pflanzen—und Thierwelt. 1886.

— M e z. Mikroskopische Wasseranalyse. 1898.

S e n f t. Mikroskopische Untersuchung des Wassers. 1905. (Двѣ послѣднія книги предназначены главнымъ образомъ для изученія организмовъ загрязненныхъ водъ).

Руководства по гидробиологической методикѣ.

И н с т р у к ц і и для изслѣдованія озеръ, изданныя постоянной комиссіей И. Р. Географическаго Общества.

В е р е щ а г и н ъ. Краткій обзоръ современной техники собиранія и обработки планктона. (Напечатано въ Протоколахъ Общ. Естеств. при Им. Варшавскомъ Универ. за 1912 г.).

ОСНОВНАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ПЛАНКТОНУ ПРѢСНЫХЪ ВОДЪ РОССИИ.

Въ этомъ списокѣ особое вниманіе обращено на зоопланктонъ, такъ какъ литература по нему очень разбросана и общихъ сводокъ ея не существуетъ. Что же касается до водорослей, то подобныя сводки уже имѣются (напримѣръ, очень подробная сводка Гайдукова, доведенная до 1901 года—*Florae rossicae phycologicae fontes—Scripta botanica, fasc. XVII*). (Указанія на болѣе позднюю литературу можно найти въ работахъ русскаго ботаника Иванова въ Трудахъ Бологовской (Селигерской) станціи. Поэтому изъ ботанической литературы указываются только немногія, новыя или особенно важныя для изученія планктона работы.

Списокъ разбитъ по областямъ Россіи. При этомъ для мало изслѣдованныхъ областей приводятся и мелкія работы, къ нимъ относящіяся, а для хорошо изученныхъ—только наиболѣе важныя.

К р а й н і й с ѣ в е р ъ.

В о р о н к о в ъ. Планктонъ водоемовъ полуострова Ямала. Коловратки и общая характеристика планктона. Ежегодникъ Зоол. Муз. Акад. Наукъ. 1911 г.

L e v a n d e r Beiträge zur Fauna und Algenflora der süßen Gewässer an der Murmanküste. Acta Societ. pro Fauna et Flora Fennica XX.

Le v a n d e r. Zur Kenntniss des Planktons einiger Binnen-seen in Russisch-Lappland. Festschrift für Palmen № 11. 1906.

Л и н к о. Cladocera Соловецкихъ острововъ и Бѣлаго моря. Тр. С.-Пет. Общ. Естеств. Т. XXX. 1900 г.

R i c h a r d. Note sur les peches effectuées par M-r Rabot dans les lacs Enara, Imandra et dans le Kolosero. Bull. d. l. Soc. Zool. de France T. XIV 1889.

S c o r i k o w. Beitrag zur Planktonfauna arktischen Seen. Zool. Anz. 1904.

Z y k o f f. Das Plankton einiger Gewässer Nord-Russlands. Zool. Anz. 1906.

Z y k o f f. Zur Crustaceenfauna der Insel Kolgudjew. Zool. Anz. Bd. 28.

С ѣ в е р о - З а п а д ѣ Р о с с і и.

Б о л о х о н ц е в ѣ. Ботанико-біологическія изслѣдованія Ладожскаго озера. Ладожское озеро, какъ источникъ водоснабженія города С.-Петербурга. Часть санитарная. Изд. Петер. Городского Управленія. 1909.

Le v a n d e r. Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors mitbeson derer Berücksichtigung der Meeresfauna. I. Protozoa. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica T. XII. II. Rotatoria. Ibidem.

Le v a n d e r. Zur Kenntnis der Fauna und Flora Finnischer Binnenseen. Ibidem. T. XIX.

Существуютъ еще многочисленныя мелкія замѣтки Левандера, посвященныя гидробиологіи Финляндіи и напечатанныя по большей части въ томъ же изданіи.

С а м с о н о в ѣ. Предварительный списокъ животныхъ организмовъ, собранныхъ въ озерѣ Садіервѣ Лифл. губерніи. Матеріалы по изслѣдованію озеръ Лифляндской губерніи.

С а м с о н о в ѣ. Къ свѣдѣніямъ о планктонѣ озера Шпанкау. Протоколы Общества Естествоиспыт. при Имп. Юрьевскомъ Университетѣ. 1908.

С к о р и к о в ѣ. Зоологическія изслѣдованія Ладожской воды, какъ питьевой. Ладожское озеро, какъ источникъ водоснабженія г. Петербурга. Часть санитарная.

С к о р и к о в ѣ. О лѣтнемъ планктонѣ рѣки Невы и отчасти Ладожскаго озера. Вѣстникъ рыбпромышленности. 1904 г.

С к о р и к о в ѣ. Наблюденія надъ планктономъ Невы. Труды Общ. Ис. Пр. при Имп. Харьковскомъ Универс. 1904 г.

S t e n r o o s. Zur Kenntnis der Crustaceenfauna von Russisch-Karelien. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. 1898 г.

S t e n r o o s. Die Cladoceren der Umgebung von Helsingfors. Ibidem 1895 г.

S t e n r o o s. Das Thierleben im Nurmijärvi-See. Ibidem. 1898.

Средняя Россія.

Б о л о х о н ц е в ъ. О фитопланктонѣ нѣкоторыхъ озеръ Ростовскаго уѣзда Ярославской губ. и двухъ озеръ Владим. губ. Ежегодникъ Волжской біологической станціи 1903 г.

В е р е щ а г и н ъ. Къ планктону озера Великаго Новгородской губ. Работы Лабораторіи Зоологическаго Кабинета Имп. Варш. Университета. 1911 г.

В о р о н к о в ъ. Коловратки Оки и сравненіе окскаго планктона съ планктономъ другихъ русскихъ рѣкъ. Дневникъ Зоолог. Отд. Имп. Об. Л. Е. А. и Э. Т. III. № 10.

Г а л ь ц о в ъ. Изслѣдованіе Косинскихъ озеръ. Часть I. Тамъ же. Т. III. № 11.

З о г р а ф ъ. Опытъ объясненія происхожденія фауны озеръ Европейской Россіи. Извѣстія Импер. С.-Петер. Академіи Наукъ 1895 г.

И з ъ Н и к о л ь с к а г о Р ы б о в о д н а г о З а в о д а. Выпуски 1—13.

Изданіе содержитъ длинный рядъ гидробиологическихъ статей, посвященныхъ почти исключительно Средней Россіи. Въ числѣ ихъ отмѣтимъ: работы А р н о л ь д а, К у ч и н а, Г е й н е м а н а, С к о р и к о в а и Л и х а ч е в а по планктону озера Пестова, А р н о л ь д а и Л е б е д и н ц е в а по значенію планктона для питанія рыбъ, Л е б е д и н ц е в а по химизму водъ, Л и н к о по Cladocera, К у ч и н а по озеру Ильмень, Р е д и к о р ц е в а, Г р и м м а и нѣкоторыхъ другихъ.

М а т и л е. Die Cladoceren der Umgegend von Moscau. Bull. d. l. Societ. Imp. Nat. d. Moscou 1890.

Н и к и т и н с к і й. Результаты микробиологическихъ изслѣдованій, произведенныхъ на опытной біологической станціи на поляхъ орошенія гор. Москвы въ 1905—1907 годахъ. Изд. Московскаго Городскаго Самоуправленія. 1909 годъ.

Н и к и т и н с к і й. Біологическое обслѣдованіе рѣки Москвы и ея большихъ притоковъ. Изд. Мос. Гор. Самоуправ. 1912 годъ.

П о г г е н п о л ь. Списокъ Copepoda, Cladocera и Ostracoda Москвы и ближайшихъ ея окрестностей. Изв. Имп. Общ. Люб. Ест. Антр. и Этногр. т. X. 1874 г.

Т р у д ы п р ѣ с н о в о д н о й Б о р о д и н с к о й Б і о л о г и ч е с к о й с т а н ц і и С.-Птб. Общ. Естеств (Селигерская). Т. I—III. Заклѣчаетъ рядъ работъ по фитопланктону И в а н о в а, работы А в е р и н ц е в а по Protozoa, Л и н к о по Cladocera, М и н к е в и ч а и др.

Т р у д ы Г и д р о б і о л о г и ч е с к о й С т а н ц і и н а Г л у б о к о м ъ о з е р ѣ, п р и н а д л е ж а щ е й О т. И х т. Им. Общ. Акк. Ж. и Р. Т. I—IV Содержитъ рядъ статей по планктону средней Россіи. По Глубокому

озеру: Зернова, Фомина, Иванова, Новикова, Грезе и Румянцева; по другимъ водоемамъ Московской губерніи: Воронкова, Новикова, Грезе, Скобникова и Любичанковскаго.

Zukoff. *Über das Winterplankton der Wolga bei Romanow-Borisoglebsk.* Zool. Anz. 1905 г.

Западная и юго-западная Россія.

Воронковъ. Коловратки, собранныя экспедиціей От. Ихтіол. въ Западный Край. Тр. Станц. на Глубок. оз. Т. II. 1907 годъ.

Воронковъ. Къ фаунѣ Rotatoria Минской губерніи. Труды Студ. Кружка для изслѣдованія Русской Природы, сост. при Имп. Моск. Универ. Кн. IV

Гейнеманъ. Изслѣдованіе озера Вигры въ біологическомъ и рыболовномъ отношеніяхъ. Изъ Никольскаго Рыбов. Завода. № 6.

Любичанковскій. О нѣкоторыхъ рѣдкихъ коловраткахъ, найденныхъ въ юго-западной Россіи. Тр. Ст. на Гл. оз. Т. IV.

Новиковъ. Cladocera Минской губерніи. Труды Студен. Кр. для изслѣд. Русской Природы, сост. при Имп. Моск. Универ. Кн. III.

Nussbaum. *Zur Kenntniss der Wurmfauna und Crustaceenfauna Polens.* Zool. Centralbl. XII. 1894.

Совинскій. Отчетъ объ экскурсіяхъ въ сѣверной части Кіевской губерніи. Записки Кіевскаго Общ. Естеств. Т. IX. 1888 г.

Совинскій. Матеріалы къ фаунѣ прѣсноводныхъ ракообразныхъ Юго-Зап. края. Тамъ же, Т. XI. 1891 г.

Приуралье.

Зерновъ. Замѣтка о животномъ планктонѣ рѣкъ Шошмы и Вятки Малмыжскаго уѣзда Вятской губерніи. Дневн. Зоолог. Отд. Имп. Общ. Люб. Естеств. Антр. и Этн. Т. III. № 2.

Новиковъ. Озера Зауралья. Тр. Станціи на Глуб. оз. Т. III.

Fuhrmann et Thiebaud. *La faune de quelques lacs de l'Oural.* Записки Уральскаго Общ. Люб. Ест. т. XXX. 1910 г.

Южное Поволжье.

Зыковъ. Матеріалы по фаунѣ Волги и гидрофаунѣ Саратовской губерніи. Bull. d. l. Soc. Im. Natur. d. Moscou T. XVII.

Мейснеръ. Очеркъ зимней фауны озера Кабана. Труды Общ. Естеств. при Имп. Казанскомъ Университетѣ. Т. XXXIX. 1904 г.

Работы Волжской Біологической Станціи. Т. I—IV. Содержать рядъ работъ по планктону Волги: Зыкова, Болохонцева, Мейснера, Скорикова, Попа, Раушенбаха и Бенинга.

Русскій. О пелагической фаунѣ озера Кабана. Труды Общ. Естеств. при Имп. Казанскомъ Универс. 1889 г. Т. XIX.

Скориковъ. Изслѣдованіе рѣчного планктона въ Россіи. Вѣстникъ Рыбопромышленности. 1902 г.

Труды Ихтіологической Лабораторіи Упр. Касп. Волж. рыб. и тюл. промыс. Астрахань. Содержитъ нѣсколько статей по гидробиологіи Лебедева, Державина и другихъ.

Zukoff. Bemerkung über das Plankton des Wolgadeltes. Zool. Anz. 1905 г.

Южная Россія.

Воронковъ. Коловратки и общій характеръ планктона водоемовъ Яйлы. Тр. Стан. на Глуб. озеръ. Т. IV

Высоцкій. Mastigophora и Rhizopoda, найденныя въ Вейсовомъ и Рѣпномъ озерахъ. Тр. Харьковскаго Общ. Исп. Прир. Т. XXI. 1887.

Рейнгардъ. Первыя свѣдѣнія о фитопланктонѣ рѣки Донца. Тамъ же. 1905.

Скориковъ. Rotatoria окрестностей города Харькова. Тамъ же. Т. XX. 1896 г.

Скориковъ. Къ свѣдѣніямъ о Rotatoria окрестностей города Харькова. Тамъ же. Т. XXIII.

Скориковъ. Матеріалы для изученія распредѣленія безпозвоночныхъ животныхъ въ рѣкѣ Удахъ. Тамъ же 1897 г.

Степановъ. Фауна Вейсова озера. Тамъ же. Т. XIX. 1885 г.

Степановъ. Матеріалы для изученія фауны Славянскихъ озеръ. Bull. d. l. Soc. Im. Natur. d. Moscou. 1885.

Zukoff. Über das Plankton des Flusses Seim. Zool. Anz. 1904.

Кавказъ и Туркестанъ.

Brandt. Über die Fauna der Armenischen Alpenseen. Zool. Anz. 1880.

Верещагинъ. Къ фаунѣ Cladocera Кавказа. Работы Лабор. Зоол. Каб. Имп. Варшавскаго Универс. 1911.

Воронковъ. Нѣсколько словъ о планктонѣ озеръ Западной части Закавказья. Тр. Студ. Кр. для изслѣд. Русской Прир. при Имп. Моск. Университетѣ. Кн. IV.

Дадай. Ostracoda и планктонъ озеръ Иссыкъ-Куля и Чатырь-Куля. Тр. С.-Петер. Об. Естеств. Т. 39.

D a d a y . Microscopische Süßwassertiere aus Turkestan. Zool. Jahrb. Abt. System. T. XIX.

З е р н о в ъ . О животномъ планктонѣ Аральскаго моря, по матеріаламъ, собраннымъ Л. С. Бергомъ въ 1900 году. Изв. Туркест. Отд. Имп. Р. Географическаго Общ. 1903 г.

Л е п е ш к и н ъ . О фаунѣ Соперода Акмолинской области. Дн. Зоол. От. Имп. Общ. Л. Е. А. и Э. 1900 г.

М е й с н е р ъ . Микроскопическіе представители водной фауны Аральскаго моря и впадающихъ въ него рѣкъ. Науч. рез. Аральск. экспед. Из. Туркест. От. Им. Р. Географ. Общ. 1906 г.

M e i s n e r . Notiz über das Plankton des Flusses Murgab. Zool. Anz. 1904 г.

R i c h a r d . Cladocères et Copepodes recueillis par M-r Kavraisky près de Tiflis et dans le lac Goktsha. Bull. d. l. Soc. Zool. d. France. XIV. 1895.

V a n D o u w e . Copepoden v. Transkaukasien, Transkasprien und Turkestan. Zool. Jahrbüch. Abt. f. System. 22 Bd. 1903.

СПИСОКЪ РУССКИХЪ ПРѢСНОВОДНЫХЪ БІОЛОГИЧЕСКИХЪ СТАНЦІЙ.

Прѣсноводная Бородинская Біологическая станція С.-Пб. Об. Естест. Недавно переведена на озеро Селигеръ, расположенное въ Тверской губерніи. Ранѣе находилась на озерѣ Бологомъ. Директоръ станціи академикъ И. П. Бородинъ. За время своего существованія выпустила три тома трудовъ.

Никольскій Рыбоводный Заводъ. Расположенъ въ Новгородской губерніи. Находится въ завѣдываніи гидрохимика А. А. Лебединцева. Кромѣ специальныхъ изслѣдованій по рыбоводству заводомъ напечатанъ цѣлый рядъ гидробиологическихъ работъ въ изданіи «Изъ Никольскаго рыбоводнаго завода», вып. I—13.

Гидробиологическая Станція Отдѣла Ихтіологіи И. О. А. Ж. и Р. на Глубокомъ озерѣ Московской губерніи. Завѣдующій Н. В. Воронковъ. Станціей издано 4 тома трудовъ.

Станція Фаунистической Коммиссіи Зоологическаго Отдѣленія И. О. Л. Е. А. и Э. на Косинскихъ озерахъ Московской губ. Завѣдующій П. С. Гальцовъ. 1-ый выпускъ работъ напечатанъ въ «Дневникѣ» Зоолог. отд. Имп. Общ. Люб. Ест. Антр. и Этногр. Т III, в. 11. 1913.

Волжская біологическая Станція Саратовскаго Общества Е. и Л. Пр. въ городѣ Саратовѣ. Завѣдующій А. Л. Бенингъ. Выпустила 3 тома трудовъ, выходитъ четвертый.

Астраханская Ихтіобіологическая Лабораторія Гл. У З. и З. Ведетъ работъ главнымъ образомъ прикладного характера. Издала одинъ томъ работъ. Выходитъ отдѣльными выпусками 2-ой и 3-ей томы. Завѣдующій Ф. Ф. Каврайскій.

Днѣпровская Станція Кіевскаго Общества Любителей природы. Завѣдующій В. И. Казановскій. Расположена на Трухановомъ островѣ при сліяніи Днѣпра и Десны. Начала функціонировать только недавно.

У К А З А Т Е Л Ь *).

- | | |
|---|--|
| <p> <i>Abramis brama</i>, 277.
 Автопотамныя формы, 238, 241.
 Автотрофное питание, 126.
 <i>Acanthocystis myriospina</i>, 52.
 <i>Acanthometra elastica</i>, 10.
 <i>Acroperus leucoccephalus</i>, 273.
 <i>Actinophrys sol</i>, 52.
 <i>Actinosphaerium Eichornii</i>, 52.
 <i>Adasna</i>, 98.
 Адоральная зона, 54.
 Азотный голодь, 21.
 Азотоусвояющія бактеріи, 21.
 <i>Alburnus lucidus</i>, 273.
 <i>Alona costata</i>, 192.
 <i>Alona sanguinea</i>, 273.
 Альгобіонты, 254.
 α—мезосапробіонты, 253.
 <i>Amoebina</i>, 50.
 <i>Amphileptus tracheloides</i>, 54.
 <i>Amphipoda</i>, 84.
 Амфитрофное питание, 126.
 <i>Anabaena circinalis</i>, 264.
 » <i>ellipsoides</i>, 26.
 » <i>flos aquae</i>, 27, 177, 278.
 » <i>spiroides</i> 26, 176.
 Анабеинъ, 25.
 Анизогамія, 40.
 <i>Anuraeadae</i>, 69.
 <i>Anuraea</i>, 69, 107.
 <i>Anuraea aculeata</i>, 68, 178, 181, 202, 278. </p> | <p> <i>Anuraea cochlearis</i>, v. <i>serrulata</i>, 202.
 69, 171, 174, 278.
 » <i>f. hispida</i>, 197.
 » <i>f. macracantha</i>, 196.
 <i>Anuraea cochlearis</i>, <i>f. tecta</i>, 187, 198, 199.
 <i>Anuraea cochlearis</i>, <i>f. typica</i>, 196.
 <i>Aphanizomenon</i>, 123, 124.
 <i>Aphanizomenon flos aquae</i>, 26, 171, 176, 177.
 <i>Apus</i>, 71.
 <i>Apus macrurus</i>, 120.
 Апштейновская съть качественная, 293.
 Апштейновская съть количественная, 294.
 <i>Arachnodiscus Ehrenbergii</i>, 34.
 <i>Arcella</i>, 6, 52.
 <i>Argulus foliaceus</i>, 81.
 <i>Artemia salina</i>, 72.
 <i>Ascosporidium asperosporum</i>, 57, 58.
 <i>Asotobacter</i>, 21.
 » <i>chroococcum</i>, 164.
 <i>Asplanchnadae</i>, 67.
 <i>Asplanchna brightwellii</i>, 181.
 <i>Astasia haematoides</i>, 44. </p> |
|---|--|

*) Жирныя цифры означаютъ страницы, на которыхъ находятся соотвѣтствующіе рисунки.

- Asplanchna priodonta*, **67**, **211**, 212.
Asterionella, 142.
 » *gracillima*, **9**, 15.
Atax crassipes, **85**.
 Ауксоспоры, 35.
 Ациклія, 193.

Bacillus liquidus, 238.
 Бактеріи, 21.
Balanus, 82.
 Баланусы, 98.
 Батометры, 287.
 Батометръ Лебединцева, **288**.
Bdelloida, 64.
Becherglas-Methode, 281.
Beggiatoa, 257.
 Бентопотамныя формы, 241, 242.
Bicosoeca oculata, 135.
 Біологическія расы, 178.
 β—мезосапробіонты, 253.
Bodo, 235, 253.
 Бонитировка воды, 281.
 Бореосубглаціальная область 122.
Bosmina (составъ сух. вещества), 266.
 » *coregoni*, **275**, 277.
 » *cornuta*, **275**.
 » *globosa*, 121.
 » *longirostris*, **77**, **226**.
 » *obtusirostris*, 120, 274, 275.
Bosminidae, 77.
Bosminopsis zernowi, **238**, 239.
Bortyococcus braunii, 33.
Brachionidae, 68.
Brachionus (анатомія), 61.
 » *pala-amphiceros*, **15**, 239.
 » *dorcas spinosus*, 15.
 » *quadratus*, **61**.
Branchinecta paludosa, 116.
Branchipus, 71.
 Брюхорѣсничатая, 70.
 Бутылка Мейера, **287**.
Bythotrephes, 211.

Bythotrephes longimanus, **79**, 119.
 Вертикальная проэкція, 2.
 Веслоногія, 80.
 Влагалища (синезел. водор.), 25.
 Внутреннее трение воды, 3.
 Временно-планктонные организмы, 89, 242.
 Вторичная моноциклія, 193.
 Высшія ракообразныя, 83.
 Вязкость воды, 3.

Canthocamptus, 80.
Carchesium Lachmanni, 129, 259, **260**.
Carinaria mediterranea, *Centricae*, 36.
Ceratium hirundinella, **48**, 182, **183**.
Ceratium морскія, 12.
Ceriodaphnia, 77.
Ceriodaphnia quadrangula, **232**.
Chaetonotus maximus, **70**.
Characium sieboldii, **33**.
Chilomonas paramaecium, 93.
Chitingytje, 286.
Chlamidomonadinaceae, 39.
Chlamidomonas, **39**.
Chloramoeba, 38.
Chlorophyceen-Seen, 33.
Chrysomonadineae, 45.
Chromatium okeni, 23.
Chydoridae, 77.
Chydorus sphaericus, **78**, 106.
Cirri, 53.
Cladocera, 72.
Clathrocystis, 265, 279.
 » *aeruginosa*, **27**.
Clostridium Pasteurianum, 164.
Cobitis taenia, 272.
Codonella lacustris, **55**.
Cohnia rosso-persicina, 23.
Coniugatae, 28.
Conochiloides natans, 171.
Conochilus unicornis, **66**, 240.
Copepoda, 80.
Coregonus albula, 273.
 » *lavaretus*, 273.

Corethra, 133, 159.
 » plumicornis, 17, 86.
 Corophium, 98.
 Coscinodiscus, 8.
 Cryptomonas ovata, 93.
 Curvipes rotundus, 85.
 Cyclops, 81, 209.
 » albidus, 223.
 » bathybius, 245.
 » cuspidatus, 159.
 » fuscus, 80.
 » leucarti, 218.
 » strenuus, 218.
 » zschokkei, 245.
 Cyclotella, 36, 124.
 Cymatopleura, 178.
 Cymbella, 257.
 Cyphoderia ampulla, 51.
 Cypris, 273.
 Cyrripedia, 82.

 Daphnia cucullata, 75.
 » hyalina, 72, 218.
 » longispina, 159, 180
 200.
 » magna, 189.
 » pulex, 76.
 Daphnidae, 76.
 Decapoda, 84.
 Desmidiaceae, 29.
 Десятиногія ракообразныя, 84.
 «Динобрієвыя» озера, 45.
 Дискъ Секки, 291.
 Дицикличныя формы, 184.
 Diaphanosoma, 139.
 » brachiura, 188,
 189.
 Diaptomus, 14, 80, 81, 209.
 » gracilioides, 275.
 » Lillieborgii, 121.
 » pectinicornis, 121.
 » tatricus, 121.
 Diatomeengytje, 286.
 Диатомеи, 33.
 Diffugia hydrostatica, 6, 51.
 » limnetica, 51, 105.
 Dinobryon, 45.
 » sertularia, 46.

Distomum hepaticum (церкария)
 60.
 Diurella tigris, 135.
 «Дождь мертвецовъ», 208.
 Dreissensia polymorpha, 86, 87,
 89, 98, 99, 102, 109, 265.
 Dybowsella baikalensis, 60.
 » godlewskii, 61.
 Дыханіе ила, 286.

 Евгленовыя, 37.
 Ehippium, 75.
 Epischura baicalensis, 112.
 Epistylis, 259.
 » rotans, 56, 106.
 Eudorina elegans, 41.
 Euglenaceae, 43.
 Euglena—планктонъ, 180.
 Euglena sanguinea, 44.
 » viridis, 37.
 Euglenoideae, 43.
 Euphyllopoda, 71.
 Eurycercus lamellatus, 192.

 Floscularia, 65.
 » колов. апп., 62.
 » mutabilis, 65.
 » pelagica, 65.
 Fragillaria, 10, 167, 178.

 Газовыя вакуоли, 6.
 Гаметы, 31.
 Гелеопланктонъ, 231.
 Гелеопотамныя формы, 241.
 Гематохромъ, 40.
 Гетеротрофное питаніе, 127.
 Гидроидныя полипы, 58.
 Гликогенъ, 25.
 Голопланктонныя формы 104.
 «Гоническая» стадія, 41.
 Гормогоніи, 25.
 Грибы, 23.

 Gammarus pulex, 84.
 Gastrotricha, 70.
 Gloeotrichia echinulata, 27.
 Gomphonema, 257.
 Gomphosphaeria, 172.

Gomphosphaeria naegeliana, **22**.

Gonium pectorale, **41**.

» *tetras*, 180.

Gromiida, 50.

Gymnodiniaceae, 49.

Gymnodinium hyalinum, 50.

Gytje, 285.

Heliozoa, 51.

Heterotricha, 54.

Hertwigia volvocicola, 135.

Holopediidae, 75.

Holopedium gibberum, **76**, 166, 274.

Holotricha, 54.

Hyalodaphnia, **14**, 200, 201.

» *cristata* v. *Cederströmii*, **275**.

Hyalodaphnia kahlbergensis, **275**.

Hydatina senta, 184.

Hydracarina, 85.

Hypotricha, 55.

Жгутиконосная, 36.

Жировая капля, 7

Заморь, 22.

Зеленая водоросль, 28.

Зигота, 29.

Зимняя яичка, 109.

Золотая рыбка, 132.

Зона разложения, 161.

Зона степных водоемов, 123.

Зона фотосинтеза, 161.

Зооспоры, 30.

Изогамия, 40.

Иммигранты, 99.

Интергладальные пришельцы, 121.

Инфузории, 52.

Инфузории-сосальщики, 53.

Истинно-листоногия, 71.

Истинно-планктонные организмы, 88.

Idus melanotus, 277.

Карп, 271.

Катаробии, 252.

Кишечнополостная, 58.

Коловратки, 61.

Коловращательный аппарат, 61.

Конвекционные токи, 151.

Корненожки, 50.

«Красная моря», 23.

«Кровавая вода», 44.

Lacinularia, 66.

» *natans*, 66.

Ледниковые реликты, 117, 118.

Lepidurus arcticus, 116.

Leptomitus lacteus, 253, 258.

Leptodora kindtii, **16**, 79, **102**, 211, 218, 274.

Leptodoridae, 78.

Leuciscus rutilus, 277

Лещ, 277.

Limnetis, 71.

Limnetis brachiura, 71, **72**.

Limnocalanus macrurus, 108, 212.

Limnognathia Tanganjicae, 59.

Limnocodium Kawaii, 58, 59.

Лимнопотамная форма, 241.

Limnosida frontosa, **275**.

Листоногия, 71.

Lithocircus magnificus, **8**.

Лот, 284, **285**.

Lumbriconereis, 98.

Льгнне-пелагические формы, 106.

Macrohectopus branickii, 85.

Malacostraca, 83.

Mallomonas acaroides, 93.

» *ploesslii*, 47

Малошетинковые черви, 60.

Mastax, **62**.

Мезоапробии, 253.

Melicerta, 65.

Melosira, 36, 123, 124, **276**.

» *islandica*, 142, 205.

- Melosira въ Глуб. озеръ, 208, 209.
 Мельничный газъ, 292.
 Мембранеллы, 53.
 Membranipora Lakrouasi, 98.
 Menoidium pellucidum, 93.
 Metabockelia, 112.
 Метаболическое движеніе, 43.
 Миксотрофное питаніе, 127.
 Мирацидй, 60.
 Micrococcus rhenanus, 238.
 Microcystis, 123, 124.
 Многощетинковые черви, 60.
 Monas, 253.
 Monodacna, 98.
 Моноцикличныя формы, 184.
 Mucor, **258**.
 Mysis, 100.
 » relicta, 84, **100**.
 Mytilacea, 98.
 Мухорphyсеengytje, 286.
 Наннопланктонъ, **92**.
 Наупліусы, 81.
 Немертины, 98.
 Нерейды, 98.
 Неритическій планктонъ, 104.
 Niphargus puteanus, 246.
 Nostoc, 26.
 Notholca, 69.
 » longispina, 11, **69**, 112, 178, 240, 278.
 Notops brachionus, 107.
 Область рѣликтовыхъ водоемовъ, 122.
 Ochromonas mutabilis, 37, **38**.
 Озера полярныя, 146.
 » тропическія, 146.
 » умѣренныя, 146.
 Oikomonas, 253.
 Океанический планктонъ, 104.
 Окунь, 279.
 Oligochaeta, 60.
 Олигосапробіонты, 253.
 Oscillatoria, 28, 172, 234, 235
 » Froelichii, 257.
 » rubescens, 265.
 Osmerus eperlanus, 273.
 Ostracoda, 82.
 Остаточный вѣсъ, 1.
 Относительная поверхность, 2.
 Palaemon, 98.
 Пальмеллевидное состояніе, 40.
 Pandorina, **42**.
 Панцырные коловратки, 66.
 Парамиль, 44.
 Paramaecium, 259.
 Пассивно планктонные организмы, 89, 242.
 Паукообразныя, 85.
 Pediatrum, 239.
 » angulosum, **9**.
 » granulatum, безполое разн., **30**.
 Pennatae, 36.
 Пептоновыя водоросли, 126.
 Peridineae, 48.
 Peritricha, 56.
 Phacus, 235.
 Phlyctidium—пар. Melosira, 24.
 Phlyctidium pollinis, 24.
 Pholas, 98.
 Phyllopoda, 71.
 Pinnularia viridis, **34**.
 Пиреноиды, 28.
 Питьевая вода, 247.
 Planaria Mrazeki, 246.
 Планктонныя сѣти, 292.
 Планктонокритъ, **299**.
 Planktonöl, 7.
 Platodes, 59.
 Pleistophora, 134.
 Pleurococcaceae, 31.
 Ploima, 66.
 Плоскіе черви, 59.
 Плотва, 277.
 Polyarthra platyptera, **13**, 68..
 » » въ Глуб. оз., **214**.
 » » v. euryptera, **13**.
 Polychaeta, 60.
 Polyphaemidae, 78.
 Polyphaemus pediculus, **78**, 120, 191.

Полисапробіонты, 252.
 Polytoma, 253.
 Полицикличныя формы, 184.
 Pompholyx, 209, **210**.
 Потамопланктонъ, 233.
 Proales daphnicola, 135.
 Прозрачность планкт. орг., 16.
 Protococcaceae, 31.
 Protococcus, 31.
 Протококковые водор., 30.
 Проходной сигъ, 273.
 Псевдопланктонъ, 90, 242.
 Pseudospora volvocis, **134**.
 Пиявковидныя коловратки, 64.
 Радиоларіи, 7, 10.
 Ракообразныя, 70.

Raphidium, 31.
 » polymorphum, 93.
 Расщепленноногія ракообразныя, 83.
 Rattulidae, 68.
 Rattulus sarcinus, **68**, 174.
 Ребровики, 58.
 Реликтовые формы, 99.
 Rhizota, 64.
 Ротаторъ, **296**, **297**.
 Rotatoria, 81.
 Rotifer macrurus, **18**.
 » neptunius, **18** 64.
 Рѣсничатые черви, 59.
 Рѣсничатые инфузоріи, 53.
 Ряпушка, 273, 275.

Sagitta bipunctata, 13.
 » inflata, 13.
 » magna, 13.
 Salmo alpinus, 274, 275.
 Самцы коловратокъ, **63**.
 Сапробіонты, 252.
 Saproel, 286.
 Sarcina alba, 238.
 Scenedesmus acutus, 126.
 » quadricauda, **31**.
 Schizopoda, 83.
 Селява, 273.
 Сидячія коловратки, 64.
 Синезеленыя водоросли, 24.

Сифонофоры, 58.
 Sida (сост. сух. вещ.), 266.
 » limnetica, 121.
 Simocephalus, 77.
 » vetulus, 132, 188.
 Скорлупчатые ракообразныя, 82.
 Слой температурнаго скачка, 150.
 Случайно-планктонныя формы, 90.
 Снѣтокъ, 87, 273, 274.
 Солнечники, 51, 52.
 Сопротивленіе формы, 2.
 Сосальца, 53.
 Сосальщики (инфузоріи), 56.
 Сосальщики (черви), 59.
 Sphaerocystis Schröteri, 124.
 Sphaerotilus natans, 24, **130**, 257, **258**.
 Спирогира, 29.
 Споровики, 57.
 Средиземно-морская область, 123.
 Staurostrum gracile, **30**.
 Staurophrya elegans, **57**, 106.
 Stempelpipetten, 300.
 Стеногалинныя формы, 97.
 Стенотермическіе организмы, 117.
 Stentor, 54.
 Сточныя воды, 248.
 Streptocephalus auritus, 121.
 Stylonichia, 56.
 Suberites domuncula, 131.
 Suctoria, 56.
 Сцифомедузы, 58.
 Счетный методъ, 300.
 » микроскопъ, 300, **301**.
 Сѣверо-восточныя пришельцы, 119.
 Сѣдлышко, **75**.
 Сѣробактеріи, 22.
 Сѣть Кори, 295.
 » Марша, **295**.
 Synchaetadae, 67.
 Synchaeta pectinata (пораж. споров.), **57**.

Synchaeta stylata, 11, 67, 240.
Synedra, 9.
Synura uvella, 47.

Tabellaria, 36.
 » *fenestrata*, 124, 127.
 Таксическія явленія, 229.
 Термометръ Negretti - Zambra,
 290.

Tetramastix opoliensis, 121.
Tintinnidae, 55.
Tintinnidium fluviatile,
Tintinnopsis, 91, 105.
Trachelomonas volvocina, 44,
 45, 93.
Trematodes, 59.
Triarthradae, 68.
Triarthra longiseta, 19, 68, 178.
 » » *v. limne-*
tica, 68.

Трихоцисты, 53.
 Трубачъ, 54.
 Юхопотамныя формы, 242.

Угорь, 133.
 Удобрение водоемовъ, 279.
 Уклейка, 273, 276.
Urceolus, 37.
Uroglena, 265.
 Усоногія, 82.

Фауна выживанія, 99.
 » проникновенія, 99.
 Фикоціаны, 24.
 Фораминиферы, 50.

Формула Оствальда, 4.

Хризохромъ, 45.

Цвѣтеніе водоема, 177.
 Центральное тѣло синезел. во-
 доросли, 24.
 Центробѣжный планктонъ, 91.
 Церкарія *Dis. hepat.*, 60.
 Цикломорфозъ, 182.
 Цитопроктъ, 53.
 Цитостомъ, 53.

Черви, 59.

Шкала Уле-Фореля, 292.

Щиповка, 272.

Эвпотамныя формы, 242.
 Эвригалинныя формы, 97.
 Эвритермныя формы, 115, 119.
 Эндемическіе виды, 121.
 Эпоха литторины, 120.

Язь, 277.

Volvocaceae, 41.
Volvocineae, 39.
Volvox, 42.
Volvox aureus, 43.

Zoea, 11.
Zoochlorella, 32, 134.
Zentrifugen-Plankton, 91.